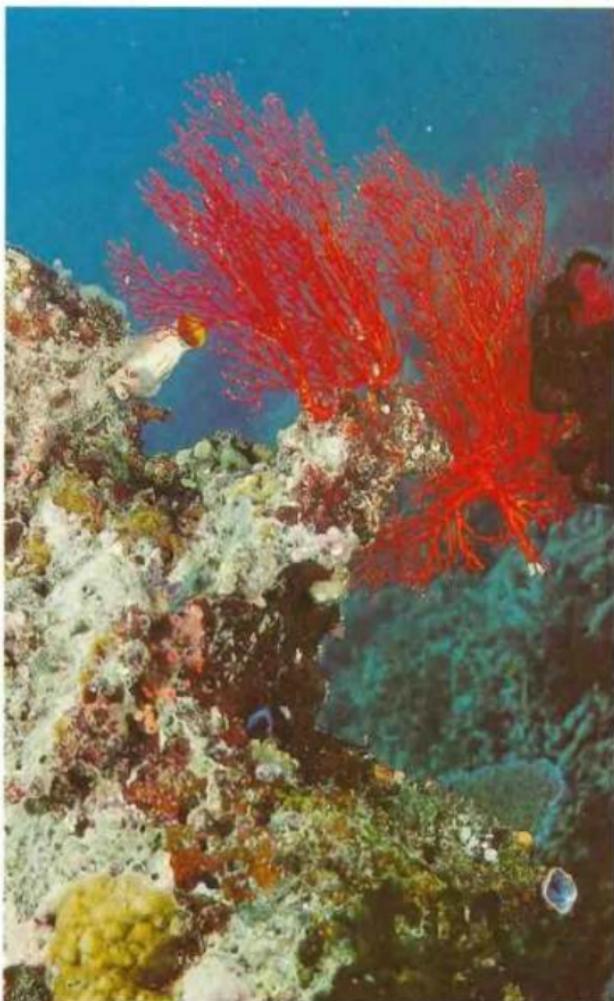
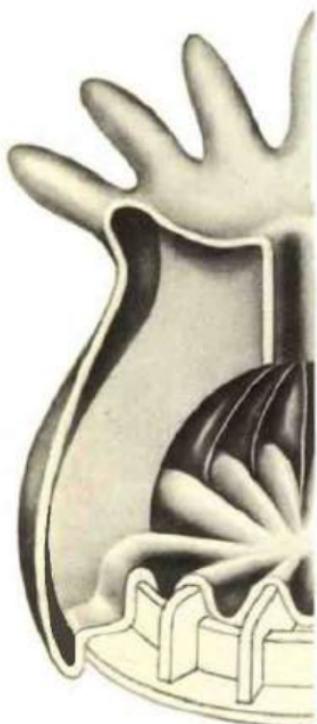
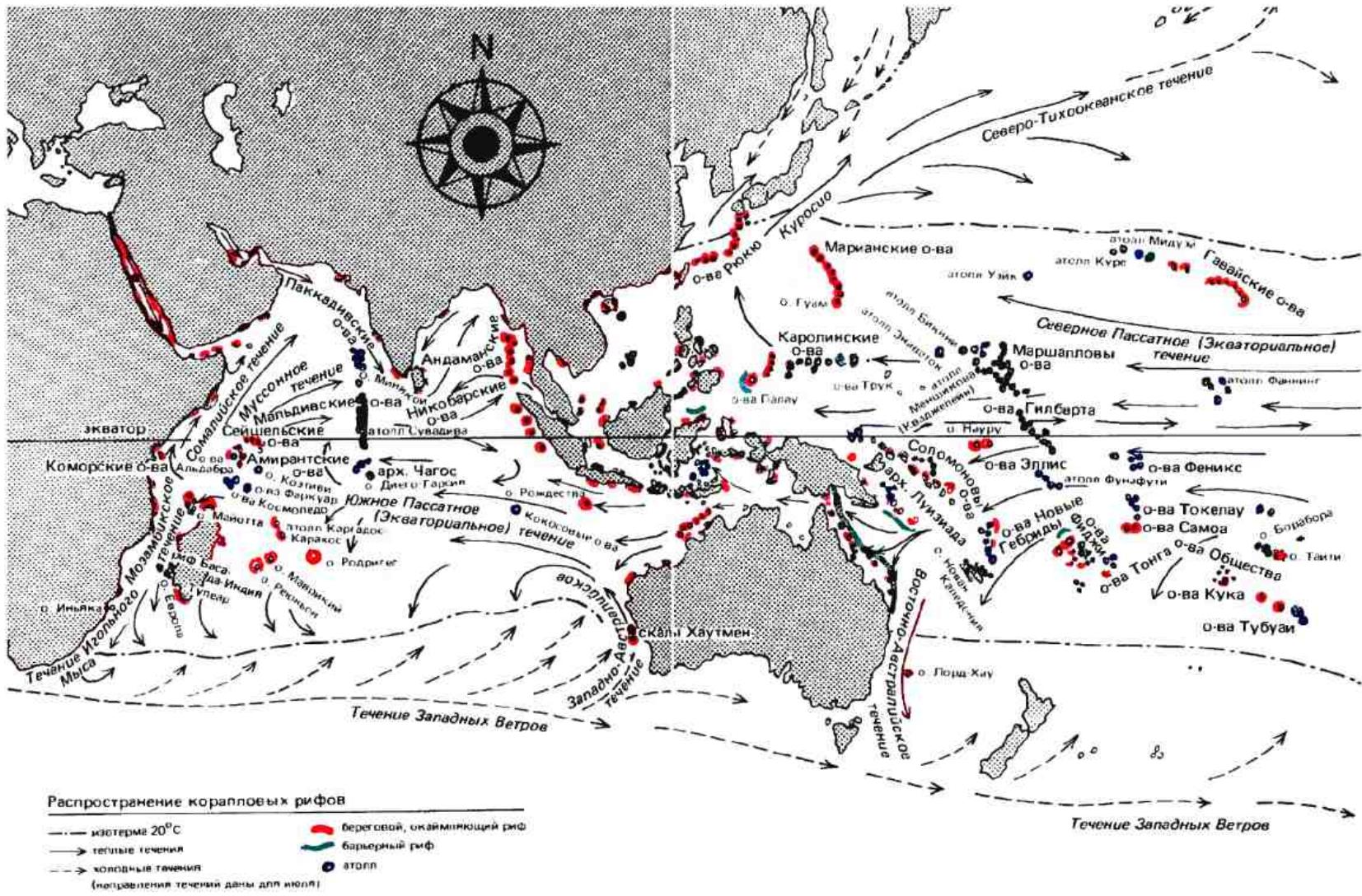


Д. В. НАУМОВ
М. В. ПРОПП
С. Н. РЫБАКОВ

МИР КОРАЛЛОВ







Д. В. НАУМОВ
М. В. ПРОПП
С. Н. РЫБАКОВ

**МИР
КОРАЛЛОВ**



Ленинград Гидрометеоиздат 1985

28.082
Н 34

Рецензент канд. биол. наук А. А. Стрелков
Автор предисловия д-р биол. наук П. В. Ушаков
Оформление и макет Б. А. Денисовского

Н 160300000-177 61-85
069(02)-85

28.082

© Гидрометеоиздат, 1985

Предисловие	6	Preface	6
Введение	9	Introduction	9
1. Великие строители	29	1. Great builders	29
2. География рифов	89	2. Geography of the reefs	89
3. Рифы и коралловые острова	117	3. Reefs and coral islands	117
4. Жизнь на рифе	149	4. Life on reef	149
5. Кораллы и кораллобионты	207	5. Corals and coral biots	207
6. Акулы и другое	239	6. Sharks and others	239
7. Удивительный симбиоз	265	7. The fascinating symbiosis	265
8. Катастрофа в Маданг	293	8. Catastrophe at Madang	293
9. Изучение рифов	329	9. Study of the reefs	329
Резюме	352	Summary	356
		Summary	357

ПРЕДИСЛОВИЕ

Рифообразующие, иначе герматипные, кораллы широко распространены в тропической зоне Мирового океана и наряду с мангровыми зарослями являются характернейшей ее особенностью. Впервые подробно коралловые рифы были изучены еще Чарлзом Дарвином во время его знаменитого кругосветного плавания на «Бигль» под командованием капитана Фицроя в 1831—1836 годах. Дарвин выдвинул и осветил проблему происхождения атоллов, представляющих собой как бы «оазис» среди океанских просторов.

Богатое животное и растительное население коралловых рифов образует своеобразную обособленную экосистему. Коралловому биоценозу за рубежом посвящена огромная литература, однако многое из жизни коралловых зарослей все еще остается нам неизвестным.

В настоящее время в работах биологов самых различных специальностей прослеживается четкое стремление перейти от изучения отдельно взятых организмов, особенностей их строения, образа жизни, физиологии к анализу сообществ живых существ в целом. Накопленный фактический материал уже позволяет разобраться в деталях взаимоотношений между отдельными компонентами биоценозов, оценить динамику важнейших процессов в них, а следовательно, найти объяснения многим до сих пор не разгаданным явлениям и делать далеко идущие прогнозы. Эта тенденция вполне понятна и объяснима. Нет в окружающем нас мире ничего изолированного, обособленного, все тесно связано в сообществе живых существ. Микроорганизмы, растения, животные образуют сложно взаимодействующую систему. Одни из них, ответственные за первичную продукцию органики, используют для этого окружающую неорганическую природу и энергию солнечного света или химических реакций. Другие живут за счет этой органики, обеспечивая ее циркуляцию в биоценозе. Третьи разрушают органические вещества, возвращая в окружающую среду те, что были взяты из нее первыми. Этот непрерывный круговорот жизни сейчас расшифровывается и изучается на конкретных примерах. Прекрасным образ-

цом такой расшифровки может служить описание жизни биоценоза кораллов-рифостроителей, которое читатель найдет в этой книге.

Немногим русским зоологам в дореволюционное время довелось работать в тропиках. Упомянем, что в 1902 году в Индонезию был командирован только что окончивший Санкт-Петербургский (ныне Ленинградский) университет К. Н. Давыдов, наш будущий известный эмбриолог. Именно ему, в частности, принадлежит хотя и небольшое, но весьма красочное описание «коралловых садов» Амбоинской губы (Давыдов, 1905), которое и сейчас читается с большим интересом. К специальным исследованиям коралловых рифов советские ученые приступили сравнительно недавно, однако им удалось провести разнообразнейшие новые интересные наблюдения и собрать огромнейший материал, хранящийся в основном в Зоологическом институте Академии наук СССР в Ленинграде. В результате этих исследований и появилась настоящая книга, которая ценна именно тем, что это не простая компиляция литературных данных, а изложение в общей форме, доступной для широкого круга читателей, результатов собственных оригинальных наблюдений. Логично и последовательно перед читателем разворачивается широкая панорама интереснейшей жизни кораллового рифа.

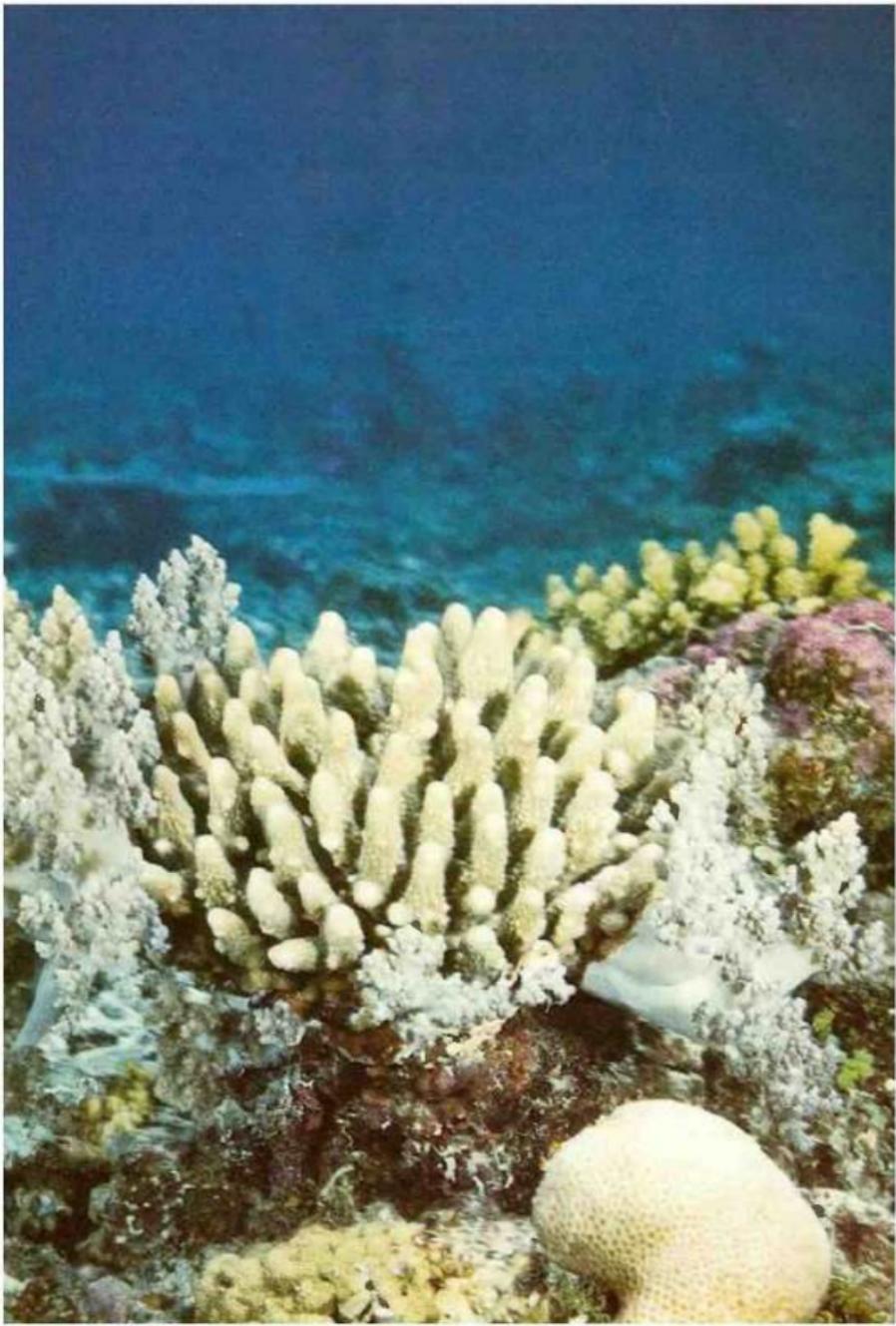
Рассказывая о жизни рифа, авторы не остаются беспристрастными созерцателями того или иного явления, но смотрят на них как защитники природы, предостерегая человека от необдуманного вмешательства в жизнь этого удивительного мира.

Книга иллюстрирована многочисленными подводными фотографиями, которые не только ее украшают, но и служат важной научной документацией.

Работа между авторами распределилась следующим образом. Текст написан Д. В. Наумовым, при этом в разделе о физиологии кораллов использованы материалы М. В. Проппа, а при составлении рекомендаций по подводному фотографированию — С. Н. Рыбакова. Фотографии выполнены в основном С. Н. Рыбаковым и частично М. В. Проппом.

Нам представляется, что предлагаемая вниманию читателя книга вызовет у него большой интерес и послужит толчком к дальнейшим исследованиям.

П. В. Ушаков,
д-р биол. наук



ВВЕДЕНИЕ

Пожалуй, нет ни одного описания путешествия в тропические моря, где не упоминались бы коралловые рифы. Одни авторы во-сторженно отзываются о теплых водах прозрачных тихих лагун, на дне которых раскинулись необычайные по красоте подводные коралловые «сады» с пестрыми проворными рыбами и удивительными моллюсками, дающими человеку жемчуг и перламутр. Другие повествуют о грозной опасности, подстерегающей корабль, который неосторожно приблизится к скрытой в бурунах и ирочкой, как камень, известняковой цитадели, построенной мириадами таинственных существ, именуемых коралловыми полипами. На этих коварных рифах, вздымающихся к самой поверхности океана, нашли свой конец многие славные и безвестные моряки. Так или иначе, но от самих слов «коралловый риф» веет романтикой дальних странствий.

Вместе с тем коралловые рифы обычно считают довольно редким экзотическим аксессуаром южных морей. Даже во многих серьезных исследованиях и руководствах по общей и биологической географии океана коралловые рифы подчас рассматриваются лишь в качестве своеобразных биоценозов наряду с сообществами растений и животных, населяющих илистые и песчаные пляжи, скалы или каменистые россыпи. В лучшем случае, при описании конфигурации береговой полосы или строения морского дна, их считают локальными образованиями. Между тем совокупность живых коралловых построек образует в верхнем отделе шельфа целый пояс, в котором кораллы служат основой зонального природного комплекса, подобно тому как специфические формы растений служат основой таких наземных комплексов, как тундра, тайга, лиственный лес, степь, саванна. В отличие от суши природные зоны Мирового океана принято выделять не по руководящим формам организмов, а на основании годового хода температур в поверхностном

2. Отдельные кораллы начинаются у уреза воды.

Individual corals grow just near the water edge.

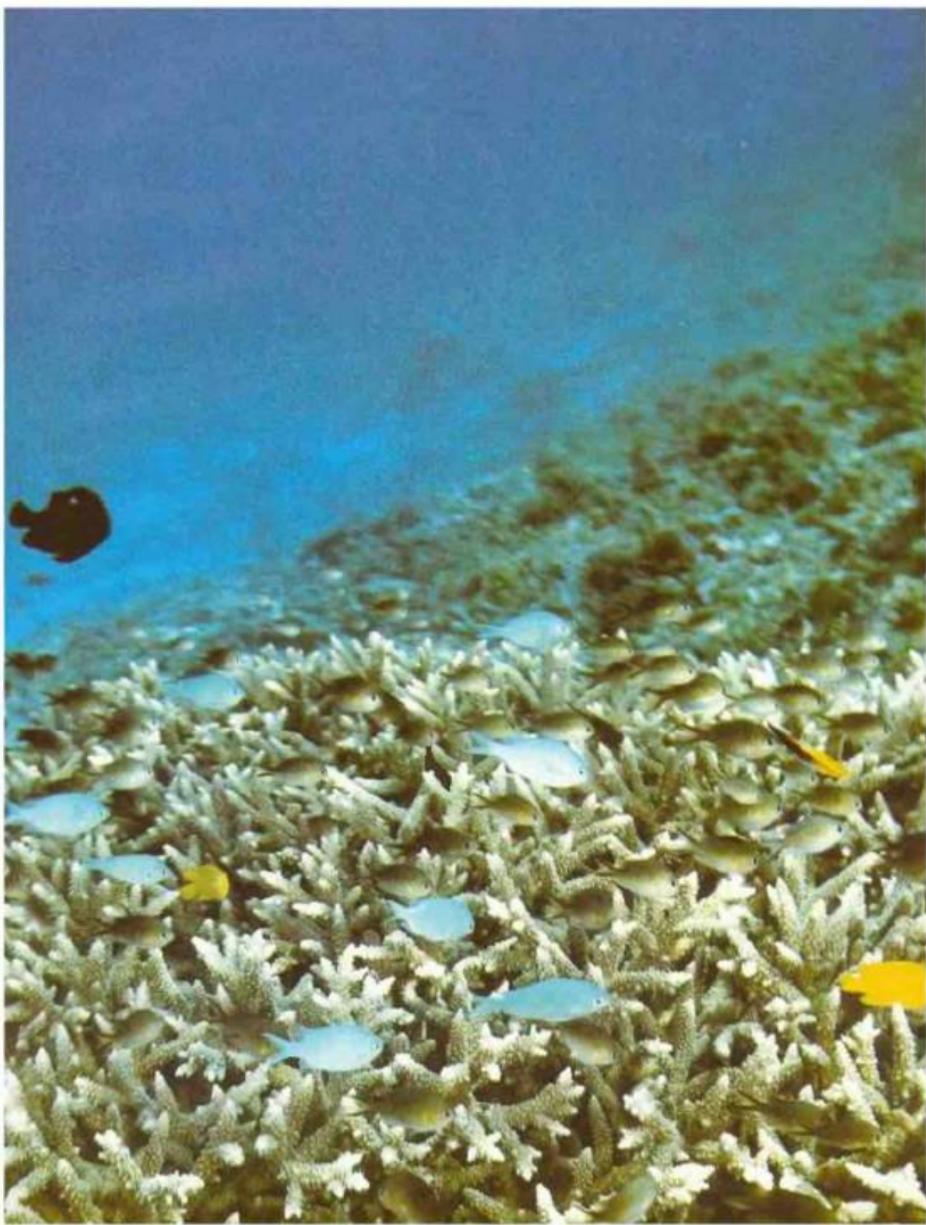
слое воды, что получило свое отражение в их названиях. Большинство биогеографов выделяют девять таких зон — по две полярные, субполярные, умеренные и субтропические и одну тропическую. Следует учесть, что широтная зональность Мирового океана гораздо более сложна по сравнению с таковой суши. Дело в том, что зональные различия важнейших абиотических факторов среды, в первую очередь температуры и освещенности, имеют место только в поверхностном слое воды. На глубину 200 м проникает так мало солнечных лучей, что фотосинтез там практически прекращается. Падение температуры с глубиной приводит к ее значительному выравниванию во всех широтных зонах. Как указывает известный советский гидролог В. Н. Степанов (1974), «...изменения температуры воды по вертикали характерны только для верхних слоев. С 1500—2000 м до дна температура воды остается почти неизменной». На глубине во всем Мировом океане царит вечная холодная ночь и обитает особая глубоководная фауна. Следовательно, организмы, характерные для каждой из широтных зон, населяют лишь сравнительно тонкий приповерхностный слой воды, причем донные формы живут в верхних отделах шельфа, т. е. вблизи берегов, тогда как пелагические зональные сообщества распределены также и в открытой части океана. Таким образом, границы одних и тех же океанических широтных зон по бентосу и по планктону не совпадают между собой.

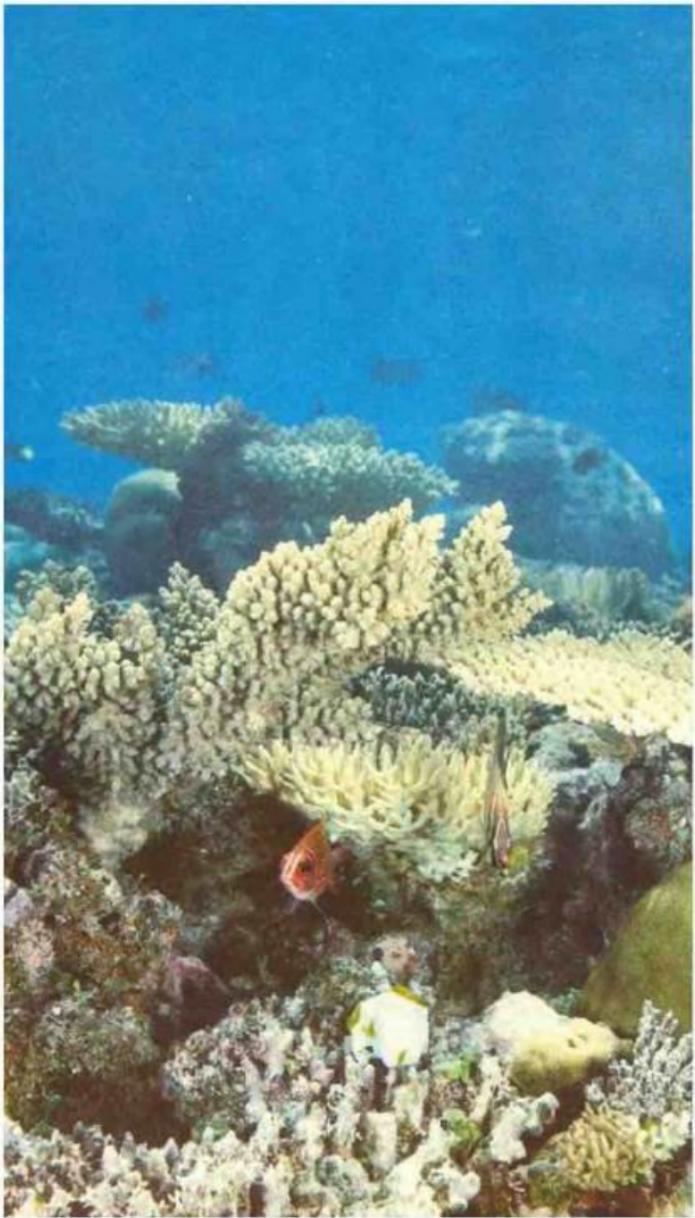
С учетом всего сказанного выше тропическая зона океана (конечно, только ее бентическая модификация) может рассматриваться как зона коралловых рифов, ибо коралловые сообщества представляют собой не только наиболее характерный, но и самый значительный по общей биомассе и продуктивности тип морских тропических донных биоценозов. Именно они создают лицо тропической зоны Мирового океана.

Хотя идея эта в общем не нова, но впервые она была сформулирована только в 1933 году французским географом Камиллом Валло (C. Vallaix). К сожалению, он допустил чисто терминологическую ошибку, назвав охарактеризованную им зону океана Коралловым морем. Такое название задолго до этого уже закрепилось за водным пространством, ограниченным Новой Гвинеей, Соломоновыми островами, Новыми Гебридами, Новой Кaledонией и Австралией, и потому, в общем совершенно справедливо, суждение К. Валло не получило признания. Поскольку в настоящее время терминология природных зон океана прочно устоялась, нет никаких оснований для изменения названия.

3. На глубине колонии похожи на заросли растений.

At depth, the coral colonies resemble a vegetation thicket.





кой необходимости настаивать на переименовании тропической зоны в коралловую, но тем не менее следует помнить, что коралловые постройки для тропической зоны имеют такое же значение, как травостой для зоны степей или хвойные породы деревьев для зоны тайги.

В подавляющем большинстве биоценозов как суши, так и водоемов ведущая роль принадлежит растениям, так как в пищевых цепях функции продуцентов принимают на себя только эти фотосинтезирующие организмы.* Строго говоря, коралловый биоценоз не представляет собой исключения из этого правила. Первичная продукция и в этом сообществе вырабатывается водорослями. Известная ее доля образуется в результате фотосинтеза, осуществляющего свободноживущими формами, но ничуть не меньшую, если не большую роль в этом процессе играют одноклеточные симбиотические водоросли — симбиодиниумы, поселяющиеся в тканях кораллов-рифостроителей. Физиологическая связь между рифообразующими (герматипными) кораллами и симбиотическими водорослями настолько велика, что ни те, ни

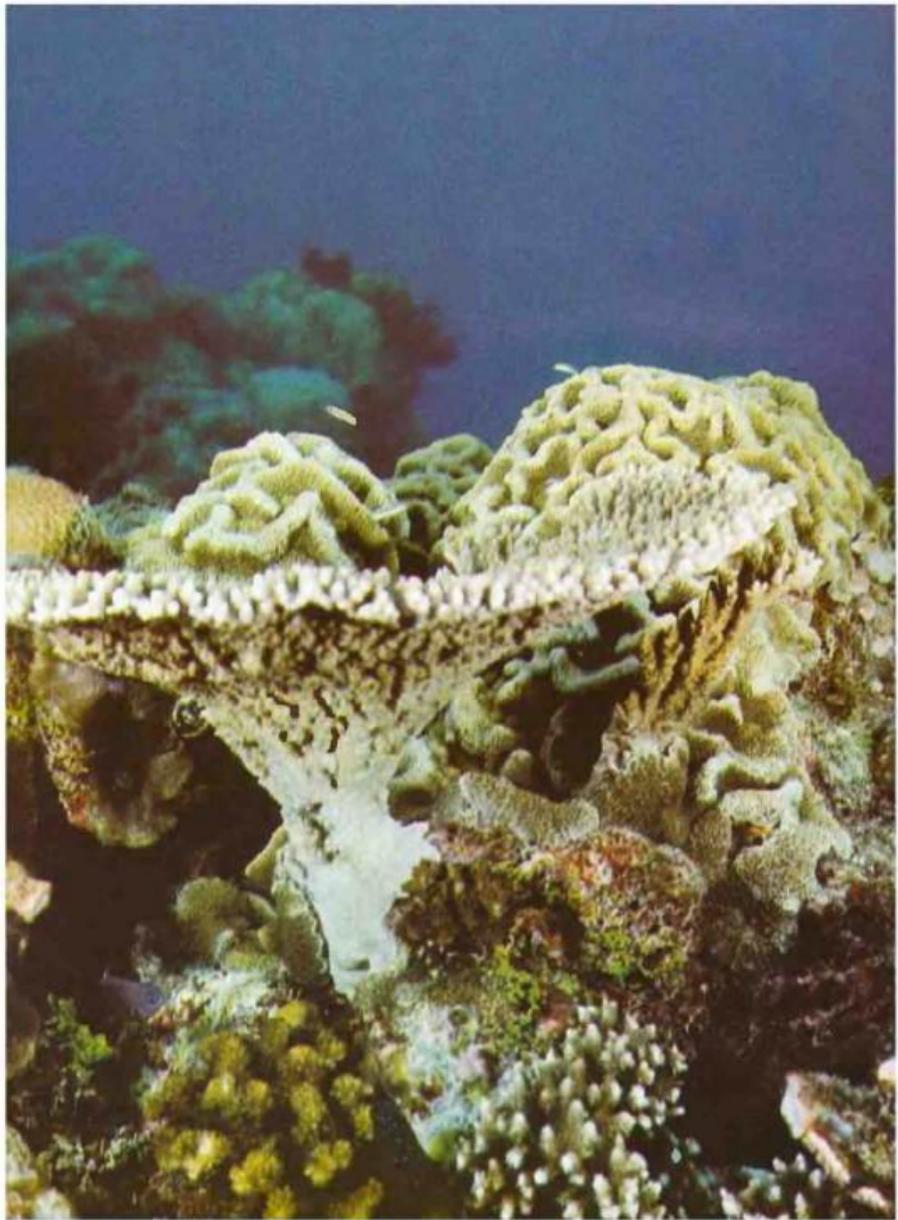
другие в природных условиях не могут жить самостоятельно. Эти кораллы так же немыслимы без симбиодиниумов, как немыслим гриб без водоросли в теле лишайника. Поэтому симбиотическое сочетание герматипный коралл — симбиодиниумы следует рассматривать в качестве единого организма. Таким образом, рифообразующие кораллы могут служить единственным примером животных-продуцентов.

Тропический пояс Земли, с позиций астрономии, ограничен пространством между тропиками Рака и Козерога. Только в пределах этого пояса можно наблюдать Солнце в зените. А в физической географии границы тропической зоны приурочены к температурному режиму поверхностных слоев воды и почти нигде не совпадают с линией тропиков. На большем своем протяжении они отклоняются в сторону высоких широт, в восточных же частях Атлантического и Тихого океанов тропическая зона значительно сужена — здесь ее границы, особенно южная, приближаются к экватору. Указанные отклонения связаны с воздействием холодных и теплых поверхностных течений. Главным критерием для выделения тропической зоны в биogeографии служит наличие кораллов-рифостроителей, которые предъявляют высокие требования к тем-

* Глубоководные биоценозы состоят из одних консументов, т. е. потребителей органического вещества, которое они получают из верхних «этажей» океана и суши. В недавно открытых и описанных биоценозах, расположенных вблизи глубоководных термальных источников, первичная продукция вырабатывается в результате жизнедеятельности бактерий.

4. Некоторые колонии напоминают мощные каменные надобзы.

Some colonies look very much like the strongly-constructed stone obstacles.



пературному режиму. Их распространение ограничено теми районами Мирового океана, в которых температура воды у поверхности никогда не опускается ниже 20,5 °С.

Определить точные границы тропической зоны довольно трудно вследствие известного непостоянства течений. Не помогают в этом деле и изотермы. Как известно, изотермы — их выводят на основании многолетних наблюдений — соединяют точки с одинаковой средней температурой за определенный промежуток времени (за месяц, сезон или год). Кратковременное одноразовое понижение температуры на 1—2 градуса не оказывает существенного влияния на эти усредненные показатели, но может привести к гибели коралловый риф. По этим и другим причинам в литературе имеются довольно сильные расхождения в данных о площади тропической зоны океана.

Американский океанограф Питер Вейль (P. Weyl, 1970) считает, что она равна 200 миллионам кв. км. Примерно такую же величину (190 миллионов кв. км) приводят в своей книге «Жизнь и смерть кораллов» Ж.-И. Кусто и Ф. Диоле. По мнению западногерманского исследователя Г. Шумахера (H. Schuhmacher, 1976), площадь зоны океана, на которой могут развиваться коралловые рифы, не превышает 123 миллионов кв. км. Какова бы ни была на самом деле эта акватория, несомненно, что она невероятно велика, так как составляет от $\frac{1}{2}$ до $\frac{1}{3}$ поверхности всего Мирового океана (362 миллиона кв. км). Правда, на долю самих коралловых поселений приходится лишь незначительная часть этого пространства. Установить его истинную величину еще более сложно. Дело в том, что рифы чрезвычайно многочисленны и вместе с тем очень разрознены. Наряду с такими гигантскими творениями природы, как Большой Барьерный риф Австралии, протянувшийся на 2,4 тысячи км, существует множество крошечных поселений герматипных кораллов, площадь которых измеряется долями квадратного километра. Имеется большое количество погруженных коралловых банок с неустановленным процентным отношением между их живой и мертвый частями. Недостаточная изученность коралловых рифов находит свое отражение в навигационных картах. В большинстве

5. Коралловый риф поражает богатством форм колониальных построек.

Coral reef surprises an observer by variform buildups of colonies.

6. Некоторые колонии весьма изящны.

Some colonies are rather fine. ▶

7. Коралловые постройки отличаются необычной структурой.

The coral buildups are notable for their unusual structure. ▶



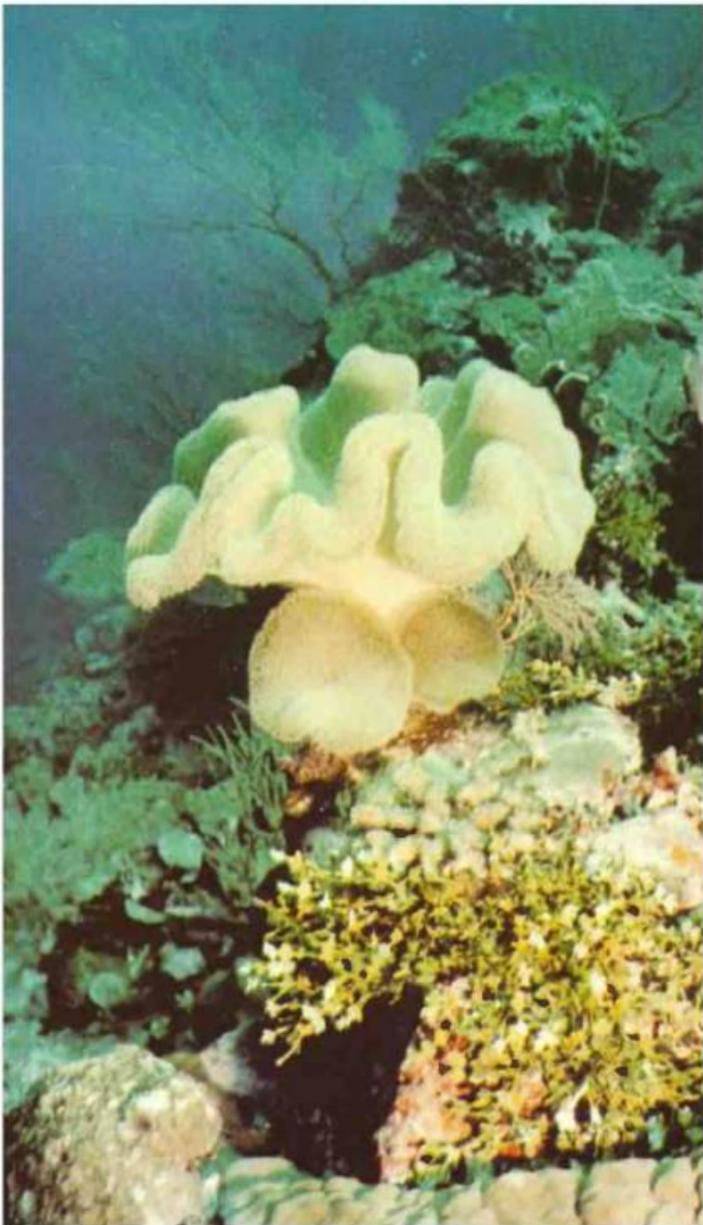


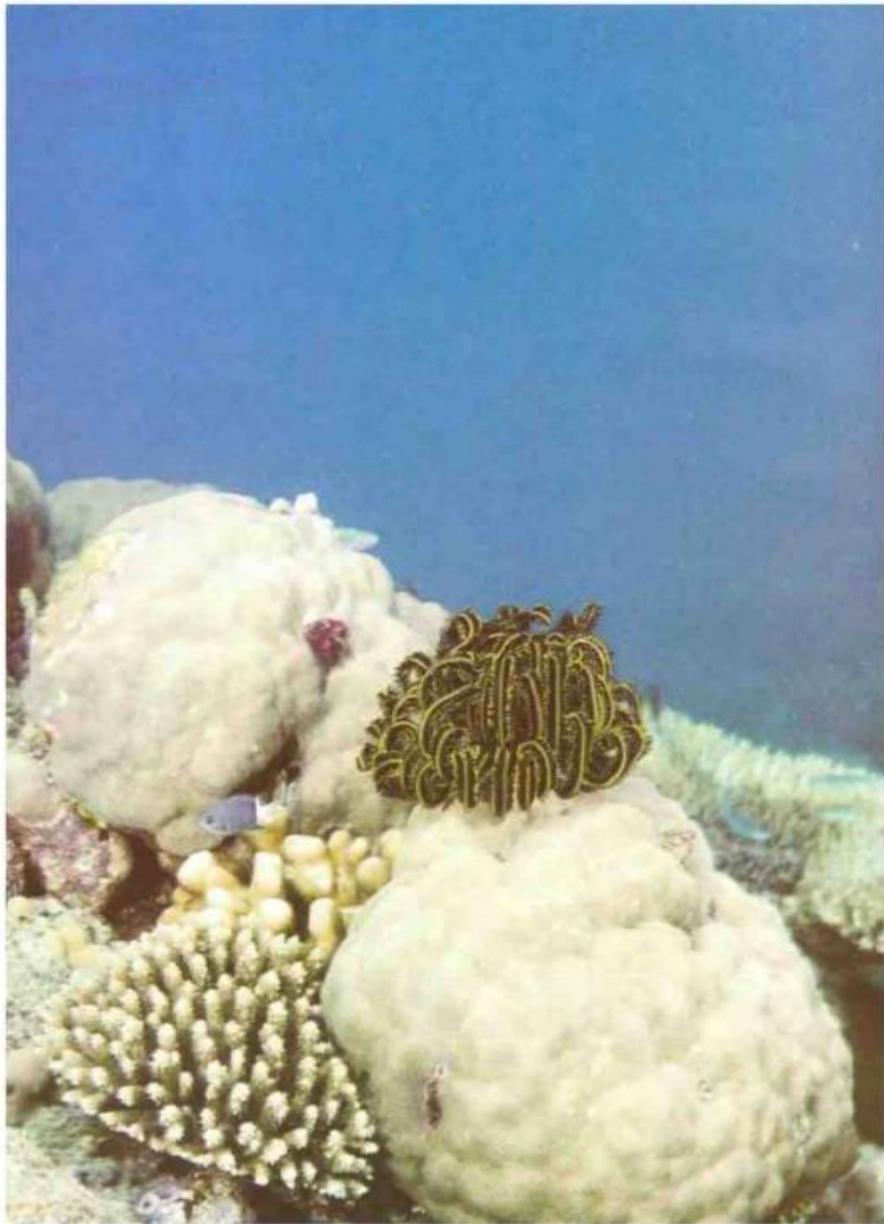
случаев районы рифов окружены пунктирными линиями и лишь бе-зопасные проходы нанесены на карты тщательно и снабжены нави-гационными знаками. В лоциях такие места обычно характери-зуются общими замечаниями вроде: «Район, опасный для морепла-вания, множество рифов, бурунов и отмелей». В силу этих причин в большинстве справочников и руководств приводятся лишь весь-ма приближенные данные о площади живых коралловых рифов, причем и по этому вопросу мнения разных авторов весьма различ-ны — называются цифры от 150 тысяч до 7—8 миллионов кв. км. По нашему мнению, последняя величина более правдоподобна, но к окончательному выводу, по-видимому, можно будет прийти толь-ко с развитием спутниковых методов картографии. Если даже счи-тать, что общая площадь живых коралловых рифов в 2—3 раза мень-ше, то и в этом случае она очень значительна. Так или иначе, совер-шенно несомненно, что с коралловыми рифами приходится считаться как с географическим явлением, играющим существен-ную роль не только в пределах тропической зоны, но и в масшта-бах всего Мирового океана.

Хорошо известно, что пелагиаль тропических морей в целом ха-рактеризуется относительной бедностью жизни, особенно в удален-ных от берегов районах. В то же время коралловые рифы принадле-жат к наиболее продуктивным сообществам. По своим продуктив-ным показателям они сравнимы с тропическими дождевыми леса-ми или с полями таких искусственно возделываемых культур, как кукуруза и сахарная свекла в годы максимальных урожаев. Каким образом в пустынном океане возникают и поддерживаются оазисы жизни? Это один из интереснейших вопросов науки о море, ответ на который в последние десятилетия усиленно ищут ученые разных стран. Высокая биологическая продуктивность кораллового рифа интересна не только сама по себе, но и как естественный образец для моделирования при создании подводных управляемых хозяйств по выращиванию съедобных и других практически важ-ных морских организмов. Животные, населяющие рифы, в процес-се эволюции приспособились к жизни при высокой температуре и нередко отличаются очень высоким производственным потенциа-лом, поэтому их использование в марикультурах весьма перспек-тивно. В США уже практикуется искусственное разведение креве-ток в морской воде, которая подогревается системой охлаждения тепловых электростанций. По-видимому, большое значение в насы-щенности жизни на рифе имеет также его структура — наличие

8. Яркость и пестрота красок кораллового рифа поразительны.

Brightness and patchiness of colour in coral reefs are astonishing.





большого количества малых и больших полостей, сложность их микрорельефа. Попытки имитировать структуру рифа (в том числе в условиях умеренной зоны океана) дали вполне обнадеживающие результаты — продуктивность подводных хозяйств на искусственных рифах заметно повышается.

Коралловые рифы в минувшие геологические эпохи были распространены значительно шире, чем теперь, что, несомненно, связано с особенностями палеоклимата. Теперь эти ископаемые рифы частично находятся на суше, причем не только в тропиках, но и в относительно высоких широтах. По данным некоторых специалистов, с коралловыми отложениями связано до 60 % нефтеносных горизонтов. Не исключено, что одним из источников нефти как раз и послужило органическое вещество, образовавшееся в далеком прошлом и закороненное в коралловых отложениях на дне давно исчезнувших морей. Известковые скелеты кораллов хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, и потому их широко используют в качестве руководящих форм при разведке нефтеносных пластов. Значение ископаемых кораллов для целей практической геологии очевидно, и потому над их изучением трудится целая армия специалистов. В нашей стране большой коллектив палеонтологов-кораллистов возглавляет основатель советской школы академик Б. С. Соколов. Без знания биологии рецентных (современных) герматипных кораллов, закономерностей развития, роста и гибели современных рифов геологам трудно получить правильное представление о рифах ископаемых.

Большое теоретическое и практическое значение коралловых рифов выявилось лишь в последние 20—25 лет. До этого во всем мире имелось считанное число специалистов по рецентным кораллам. Немногие энтузиасты отваживались посвятить свою жизнь изучению хоть и прекрасных, но не сулящих никаких материальных перспектив тропических кораллов. Работы эти плохо finanziровались, а условия быта исследователей и оборудование их лабораторий на далеких экзотических островах были крайне примитивны.

В настоящее время положение резко изменилось. Интерес к биологии коралловых рифов возрос во всем мире, в том числе и в научных учреждениях тех стран, которые расположены вдали от тропической зоны Мирового океана. Изучение коралловых рифов теперь ведется в нескольких институтах и на биологических станциях, расположенных в непосредственной близости от рифов. Такие стацио-

9. Животные здесь похожи на растения.

Reefal animals look like plants.



нары имеются во Флориде, на Кубе и Багамских островах, в Красном море, на Мадагаскаре, на Филиппинских, Гавайских и Марианских островах, на Новой Кaledонии и Новой Гвинеи, в несколько пунктах Большого Барьерного рифа Австралии и в ряде других мест. Проводятся специальные экспедиции на научно-исследовательских судах. Огромную роль при этом играют легководолазная техника и подводные лаборатории. Создано Международное общество по изучению коралловых рифов. В нашей стране образовано его отделение на уровне Национального комитета. С 1982 года выходит международный журнал «Коралловые рифы».

Телевидение, цветные кинофильмы и книги о природе сделали рифовую тематику достаточно популярной. В последние годы многие туристические предприятия стали включать в свои маршруты посещение коралловых рифов, которые благодаря этому оказались доступными очень большому числу людей из самых разных стран. Больше стало бывать на рифах и неорганизованных туристов. К сожалению, массовые визиты уже начали приносить ущерб самим рифам. Неизбежное загрязнение океана в местах скопления людей как бытовыми отходами, так и нефтепродуктами губительным образом оказывается на состоянии кораллов. Что же касается воздействия промышленных предприятий, то вблизи них рифы повсеместно уже загублены. Последнее обстоятельство заставило правительства ряда стран, у берегов которых развиваются рифообразующие кораллы, организовать специальные подводные заповедники. Нужно отметить, что губительное воздействие человека на коралловые рифы в большинстве случаев связано с незнанием их биологии и полным непониманием того, что можно, а что нельзя делать.

Напомним, что в течение тысячелетий коралловые рифы составляли основу жизни целых народов, исконных обитателей островов Океании. Мало того, что сами острова, населенные полинезийцами, меланезийцами и микронезийцами, сложены из чистейшего кораллового известняка. Именно рифы давали и дают этим народам основную часть их пропитания, они играют огромную роль в духовной жизни и материальной культуре океанийцев. Многовековой опыт этих народов позволяет им пользоваться всеми благами рифа, не подрывая его основу.

10—11. Рыбы ошеломляют многообразием и гармонией расцветок.

A wealth and harmony of colour in coral fishes are stunning.

12. Мир кораллов — это оазис в пустыне океана.

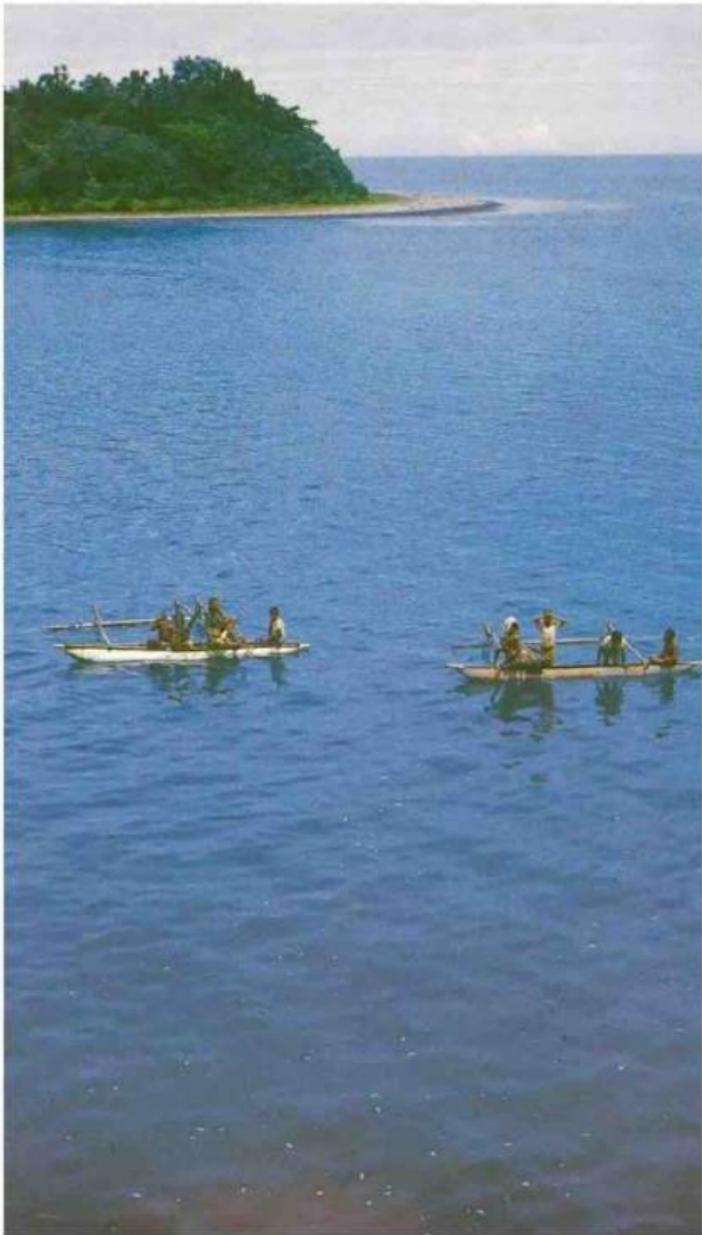
Coral community is the oasis in ocean wilderness. ▶

13. Он представляет собой обособленную экологическую систему.

It is a closed ecological system. ▶





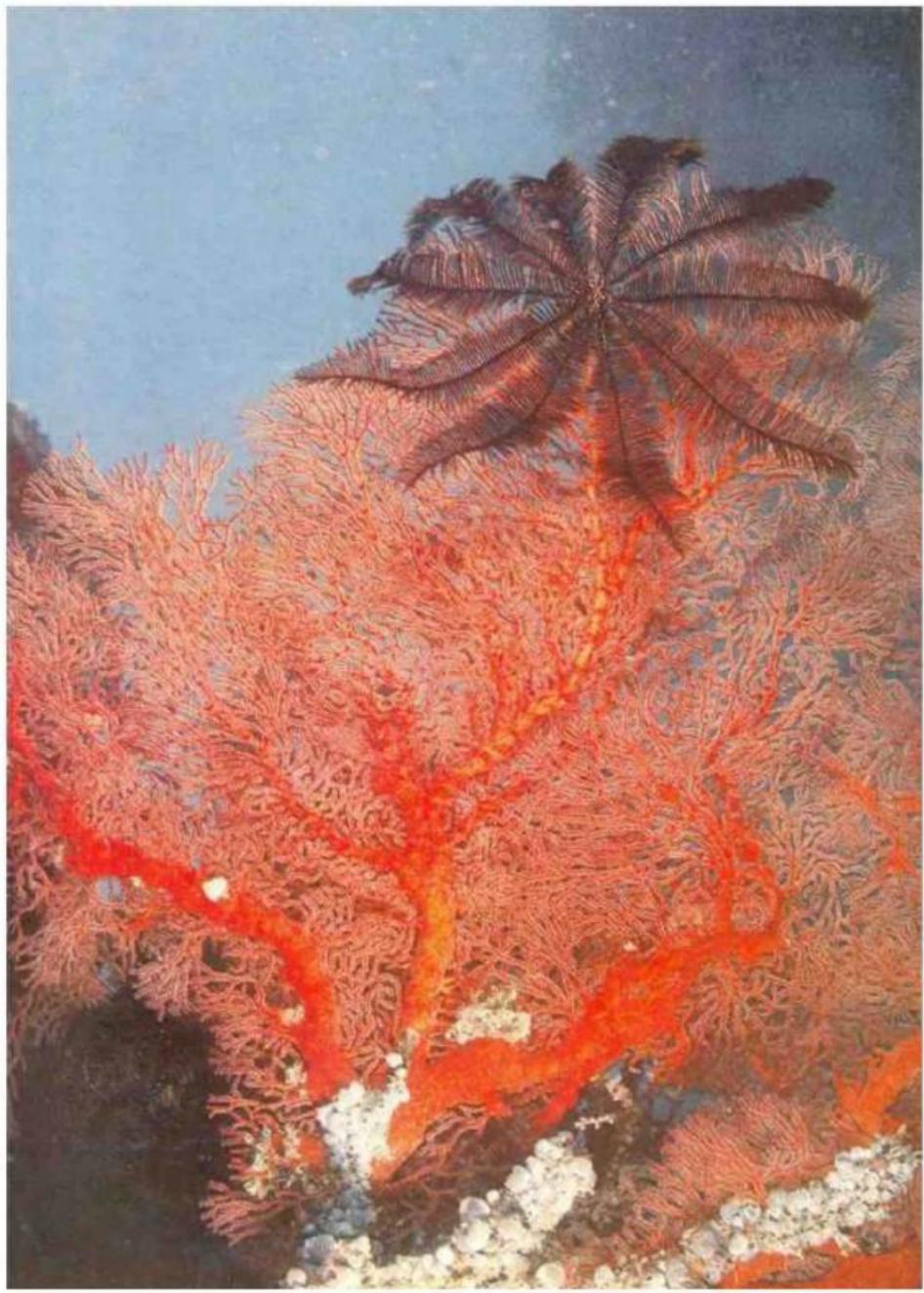


Интерес к коралловым рифам очень велик и в нашей стране, находящейся так далеко от тропиков. Однако доступная массовому читателю популярная литература, равно как телевизионные передачи и кинофильмы, дает лишь отрывочные сведения, которые, конечно, не могут удовлетворить тех, кто по-настоящему любит природу и хочет узнать о ней возможно больше.

Учитывая существенное значение коралловых рифов в динамике Мирового океана, в практической деятельности человека и высоко оценивая их как неповторимое произведение природы, как настоящее, вполне реальное чудо, авторы этой книги попытались дать краткое изложение проблемы в целом, познакомить читателей с основными аспектами изучения, использования и охраны одного из наиболее характерных природных сообществ тропической зоны океана.

14. Новая Гвинея. Папуасы из деревни Бонгу вышли на риф для рыбной ловли.

The Papuan natives of Bongu Village, New Guinea, fishing on reef.



1. ВЕЛИКИЕ СТРОИТЕЛИ

Почти каждый учебник, научный труд или популярная книга начинаются с определения того предмета или той отрасли знания, о которых в дальнейшем пойдет речь. Казалось бы, здесь нет нужды давать подобные разъяснения о таком общеизвестном понятии, как коралловый риф. Тем не менее это придется сделать, так как даже в кругу специалистов нет единого мнения по этому вопросу.

С точки зрения мореплавателя, коралловый риф — это прочная каменистая отмель, иногда погруженная на незначительную глубину, иногда слегка вздымаящаяся над поверхностью моря, но всегда представляющая опасность для мореплавания. Для практики судоходства нет разницы между живым и мертвым рифами, так как и те, и другие опасны в равной мере. Погруженные рифы, над которыми могут проходить суда с большой осадкой, не задевая их килем, моряки называют банками.

Для геолога коралловый риф — сложная известняковая структура биогенного (органического) происхождения. Геологи с равным успехом находят такие рифы как в море, так и на суше, иногда весьма далеко от морских берегов.

С позиций биолога, коралловый риф — в первую очередь, морской тропический биоценоз, состоящий из организмов-рифостроителей и сопутствующих им фауны и флоры. Конечно, биологам прекрасно известно, что под живым рифом находится многометровое (иногда тысячеметровое и более) известняковое основание, сложенное из скелетов прошлых поколений рифостроителей, но биологи вполне закономерно относят эту часть рифа к компетенции геологии.

Живой коралловый риф, которому собственно и посвящена настоящая книга, — это сочетание биологической и геологической структур, образовавшейся в результате деятельности многих поколений.

15. Оранжевая мелита *Melithaea ochracea* и морская лилия.

Coral *Melithaea ochracea* and sea lily.

лений живых организмов и имеющее вид отмели, которая поднимается от морского дна и может достигать поверхности воды. Этот сложный биологический комплекс должен быть достаточно прочным, чтобы противостоять воздействию океанских волн, и настолько значительным по величине, чтобы обеспечить существование специфической флоре и фауне и воздействовать на физические и экологические особенности ближайшей акватории, окружающей риф. К настоящим коралловым рифам относятся лишь те тропические сообщества, в которых главную роль по площади покрытия морского дна, по общей биомассе и по продуктивности играют рифообразующие кораллы.

В ряде случаев те же виды кораллов, которые образуют рифы, могут поселяться поодиночке и небольшими группами, входя в состав других биоценозов (песчаных и илистых пляжей, зарослей морских трав и др.). Подобно тому как отдельные дубы, стоящие посреди луга, не составляют лубраву, так и эти одиночные кораллы или их маленькие группы не могут дать отмели название кораллового рифа.

Поскольку термин «коралл» на страницах этой книги будет употребляться достаточно часто, необходимо сразу оговориться, что между общежитейским и научным толкованиями этого слова имеется значительное различие. В «Толковом словаре» В. Даля (издание 1880—1882 годов) можно прочесть следующее: «Коралл — животное на дне моря; каменный, известковый остов, в виде дерева или иного образа, одетый животною слизью. Коралл обрабатывается на пронизи и др. украшения». Недалеко от этого ушел и в «Словарь современного русского литературного языка» (издание Академии наук СССР 1956 года). В нем коралл характеризуется как: «1. Морское животное, род полипов, живущее неподвижными колониями на скалах. 2. Известковое отложение этого животного, камень красного, розового и белого цвета, используемый для поделки украшений».

В науке кораллами называют некоторых низших многоклеточных животных, относящихся к типу кишечнополостных (*Coelenterata*). Все кишечнополостные исключительно водные организмы, причем большинство из них обитает в морской воде и лишь немногие (например, общизвестная гидра) приспособились к жизни в пресной воде. Тело кишечнополостных состоит из двух слоев клеток (наружного, или эктодермы, и внутреннего — энтодермы) и имеет всего одну полость — кишечную, где происходит переваривание пищи. Последняя особенность и дала название всему типу. Кроме того, для этих животных (и только для них) характерно наличие особых, очень сложно устроенных крапивных, или стрекательных,

клеток (книд), служащих для учреждения добычи и защиты от врагов. Наличие этих клеток послужило основанием для второго, довольно распространенного наименования типа — стрекающие (*Cnidaria*). Тип объединяет три класса — гидроидных, сцифоидных и коралловых полипов.

К гидроидным относится уже упомянутая гидра, родственные ей формы морских колониальных гидроидов и маленькие гидромедузы. Хотя гидроидные очень обычны, из-за небольших размеров и сходства с морскими травами на них обычно не обращают внимания. Зато сцифоидные, особенно их крупные представители, такие, как жгучая черноморская медуза-корнерт или розовато-белая плоская сцифомедуза аурелия, хорошо известны большинству читателей. Класс коралловых полипов объединяет много различных по форме и по образу жизни морских кишечнополостных животных. К ним относятся как одиночные, так и колониальные организмы, как прочно прирастающие к грунту, так и способные передвигаться по дну. Многие коралловые полипы снабжены роговым или известковым скелетом, последний может быть массивным или имеет форму микроскопически маленьких иголочек. Актинии, или морские анемоны, которые вовсе лишены твердого скелета, также относятся к классу коралловых полипов. Этот пример с наибольшей очевидностью свидетельствует о значительном различии между научным и общежитейским пониманием термина «коралл». Нужно отметить, что в русской зоологической литературе во избежание терминологической путаницы слово «коралл» само по себе обычно не употребляется. Как правило, к нему прибавляют прилагательное или иное определение, показывающее точную систематическую принадлежность данного объекта. Разнообразию кораллов, в первую очередь тех, за счет которых образуются рифы, и посвящена большая часть настоящей главы.

Как уже было сказано, кораллы бывают одиночные и колониальные. Типичный представитель одиночных кораллов — актиния. Это животное имеет цилиндрическое тело с ротовым диском в верхней его части и подошвой на противоположном конце. В центре ротового диска находится рот, а по его периферии в виде венчика расположены щупальца. Они служат как бы продолжениями невидимых радиусов ротового диска, что и определяет радиально-симметричное строение животного. Рот ведет в слепо заканчивающуюся кишечную полость. Подошва служит актинии для прикрепления к подводным предметам, на ней же она может медленно ползать по дну. Животных такой формы в зоологии называют полипами. Гидра, имеющая сходный план строения с актинией, тоже полип, но пресноводный. Напомним, что по своему систематическому положению она относится не к коралловым полипам, а к классу гидроидных. Следовательно, слово «полип» указывает

не на систематическое положение животного, а лишь характеризует его форму. Во внутреннем строении гидры и актинии имеются очень большие различия.

Колония кораллов состоит из большого числа маленьких полипов, соединенных с общим телом колонии своими нижними концами. Таким образом, у колониальных полипов подошва отсутствует, а их кишечные полости непосредственно или через систему каналов соединены между собой.

Класс коралловых полипов включает два подкласса — шестилучевых и восьмилучевых кораллов. У первых полипы снабжен одним или несколькими венчиками простых неразветвленных щупалец, число которых обычно бывает кратно шести, отсюда и название подкласса — шестилучевые. У восьмилучевых коралловых полипов венчик состоит из восьми щупалец, каждое из которых несет на своих боковых сторонах два продольных ряда более или менее длинных выростов (пиннул), придающих щупальцу перистое строение.

В образовании кораллового рифа принимают участие разные группы кишечнополостных, но на первом месте стоят шестилучевые кораллы, и то не все, а только представители отряда мадрепоровых, с которыми теперь и предстоит познакомиться более подробно.

Тип Кишечнополостные *Coelenterata*

Класс Коралловые полипы *Anthozoa*

Подкласс Шестилучевые кораллы *Hexamorallia*

Отряд Мадрепоровые кораллы *Madreporaria*

Колониальные, реже одиночные шестилучевые кораллы с хорошо развитым известковым скелетом. Мадрепоровые кораллы встречаются почти по всему Мировому океану, они могут обитать и на глубинах свыше 1 000 м (Н. Келлер, Д. Найдумов и Ф. Пастернак, 1975)*, но наибольшее их видовое разнообразие приурочено к мелководью тропических морей. Именно эти кораллы составляют основу рифов и играют главенствующую роль в коралловых сообществах.

Принципиально строение полипа мадрепоровых кораллов не отличается от приведенного выше краткого описания, однако его

* А. Кесснер (A. Kessner, 1954) указывает, что отдельные виды могут опускаться до 5800 м.

щупальца

ротовое отверстие

мезентерий

глотка

эпите́ка

днище

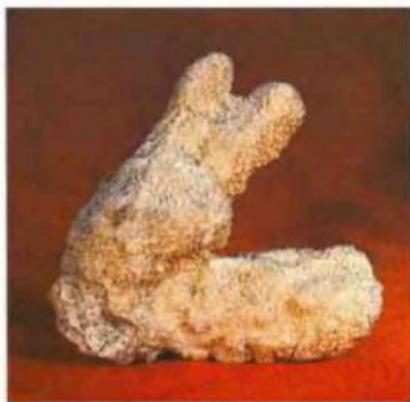
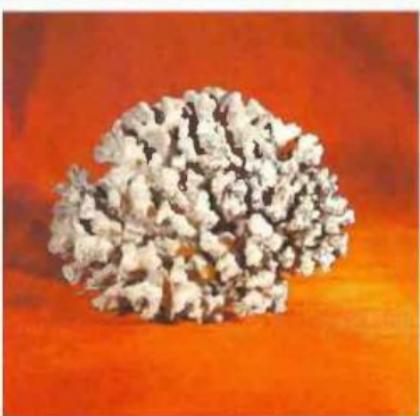
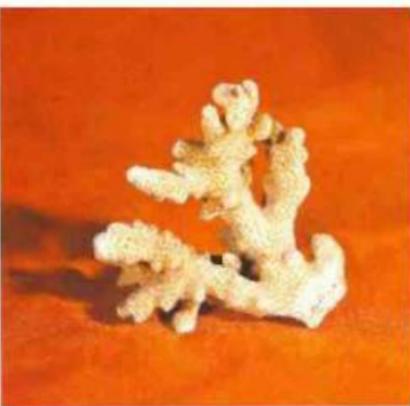
сента

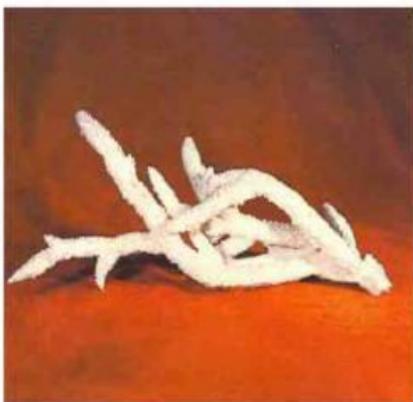
морфология усложнена вследствие развития неполных внутренних перегородок (мезентериев), которые разделяют кишечную полость на несколько периферических камер, обычно соответствующих числу шупалец.

Мезентерии представляют собой двухслойную складку энто́дермы, их число у молодого полипа обычно равно 12, но с возрастом несколько раз удваивается за счет образования промежуточных мезентериев. Основное назначение мезентериев заключается в увеличении поверхности энто́дермы, благодаря чему повышается эффективность пищеварения. У сформированных полипов на свободном краю мезентериев развиваются половые железы.

Подобное строение имеют полипы всех шестилучевых кораллов, в том числе одиночные крупные бесскелетные актинии, которые могут служить примером наиболее простой морфологии в пределах указанного подкласса. У мадрепоровых кораллов дело усложняется вследствие развития скелета. Внутри каждого полипа находится свое сложное скелетное образование, называемое кораллитом. Его основа, или днище, обычно имеет вид округлой пла-

Рис. 1. Схема строения полипа *Madreporaria*.
Structure of the polyp *Madreporaria*.





Виды кораллов.

1 — сериатопора *Seriatopora hystrix*. 2 — стилофора

Stylophora pistillata. 3 — оленерогая поциллопора

Pocillopora damicornis. 4 — Бородавчатая поциллопора

Pocillopora verrucosa. 5 — извилистая поциллопора *Pocillopora meandrina*. 6 — рогатая акропора *Acropora palifera*. 7 — прямая акропора *Acropora robusta*. 8 — тихоокеанская акропора *Acropora pacifica*. 9 — акропора Хайме *Acropora chaimae*. 10 — акропора Куелча *Acropora queuchi*.

Coral species.

1 — coral *Seriatopora hystrix*. 2 — coral *Stylophora pistillata*. 3 — coral *Pocillopora damicornis*. 4 — coral *Pocillopora verrucosa*. 5 — coral *Pocillopora meandrina*. 6 — coral *Acropora palifera*. 7 — coral *Acropora robusta*. 8 — coral *Acropora pacifica*. 9 — coral *Acropora chaimae*. 10 — coral *Acropora queuchi*.

стинки с радиально расположенным гребнями (септами), число которых соответствует числу мезентериев. Наружные края всех септ соединены между собой скелетными перегородками. В своей совокупности они образуют сплошное кольцо (эпитеку). Кроме перечисленных выше основных частей, кораллит может иметь и другие скелетные элементы, но здесь нет необходимости вдаваться в их детализацию. При рассматривании живого мадрепорового коралла сам скелет не виден, он лишь угадывается под тонким слоем мягких тканей и легко прощупывается при прикосновении. Чтобы добраться до него, приходится тем или иным способом удалить живую ткань, и тогда обнажается белый скелет коралла, состоящий из чистой извести. У неискусшенного человека может создаться впечатление, что скелет у мадрепоровых кораллов внутренний и в этом отношении подобен костяку позвоночных животных. Однако такое заключение ошибочно. На самом деле как отдельные кораллиты, так и известковый скелет всей колонии имеют эктодермальное происхождение — они вырабатываются клетками наружного слоя подошвы полипа.

Расположение скелета в тканях мадрепоровых кораллов легче уяснить, если представить себе, что полип своим мягким и податливым основанием как бы надет на жесткий кораллит и глубоко вдавлен в него, причем септы кораллита пришлились как раз между мезентерием полипа. Мягкие ткани подошвы при этом плотно облегают в два слоя все выступающие части скелета, к которым прымывает эктодерма. Эктодерма, обращенная, как и полагается, внутрь, образует подобно мезентерию дополнительные складки пищеварительной поверхности. Боковые стороны подошв отдельных полипов соединены между собой в сплошной покров, эктодерма которого на своей нижней стороне выделяет известь, заполняющую пространство между полипами и образующую общий скелет колонии. По мере роста колонии в процессе обновления полипов они создают над старым днищем новое, причем мягкие ткани остаются лишь в самой наружной части кораллита, а столбик из днищ тянется в глубину скелета. Таким образом, жизнь колонии сосредоточена лишь на ее поверхности, а внутри находится скелет, выработанный множеством предшествующих поколений полипов. По объему и массе скелет во много раз превосходит живые ткани, которые как бы растекаются тонким слоем по поверхности массивного, разветвленного, уплощенного или имеющего иную форму известняка.

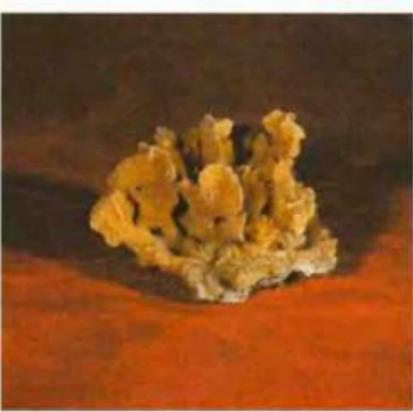
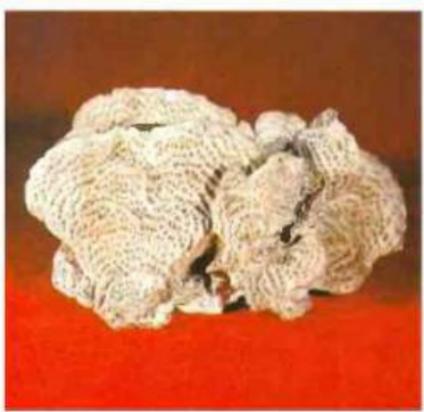
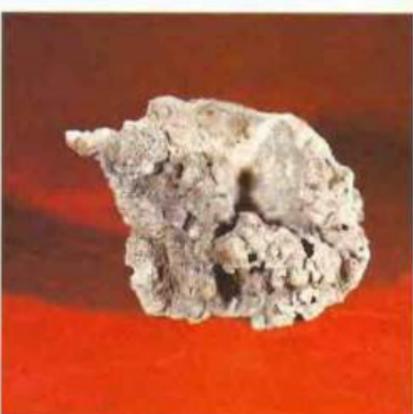
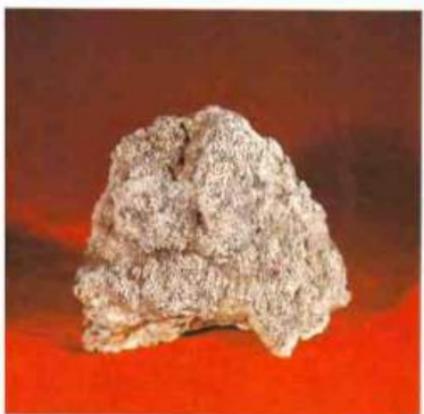
Скелетные образования имеют очень важное значение для систематики мадрепоровых кораллов. По ним легче всего судить о видовой принадлежности колоний. Поэтому в научных коллек-

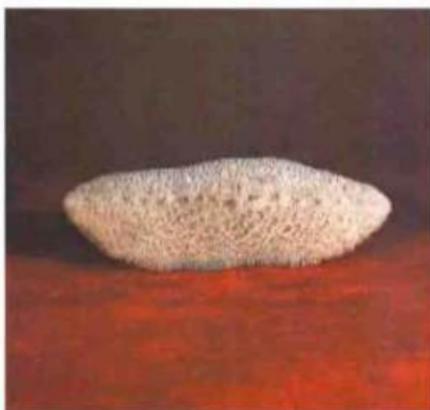
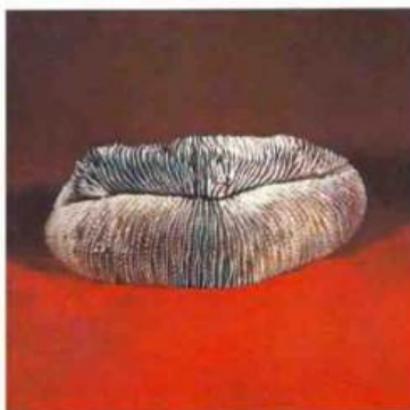
циях редко можно видеть мадрепоровые кораллы, собранные вместе с мягкими тканями и хранящиеся в консервирующих жидкостях. Обычно зоологи удовлетворяются одними скелетами, которые обладают почти всем набором признаков, необходимых для определения вида коралла, и притом не требуют особых хлопот при транспортировке и хранении.

По форме мадрепоровые кораллы невероятно разнообразны, причем общий габитус колонии мало зависит от систематического положения — в пределах одного семейства, а иногда и рода могут быть виды с колониями разной формы, в то же время внешне сходные кораллы нередко относятся к различным семействам. Все дело в том, что строение колоний зависит не только от видовой принадлежности, но и от особенностей абиотических факторов, в первую очередь от характера движения водных масс. Нередко кораллы одного и того же вида, обитающие в разных условиях, настолько сильно отличаются друг от друга, что их принимали за самостоятельные виды и описывали под разными названиями. В силу этого обстоятельства до самого последнего времени считалось, что общее число видов этих кораллов составляет около 2 500 (A. Kaestner, 1954). Однако проведенные ревизии показали, что на самом деле рифообразующих видов, составляющих большинство мадрепоровых кораллов, гораздо меньше — примерно 550, и они распределены между 110 родами (H. Schuhmacher, 1976; Златарски и др., 1980). В Индийском и Тихом океанах насчитывается до 500 видов, относящихся к 80 родам, остальные обитают на рифах Атлантики.

Общепринятой терминологии форм колоний пока не существует, обычно при их описании руководствуются внешним сходством с какими-либо предметами. В этой книге мы будем придерживаться уже избранной нами системы (Наумов и соавторы, 1980), которая оказалась достаточно удобной, хотя и не претендует на универсальность и не отражает всего разнообразия морфологии.

Прежде всего следует различать формы одиночные и колониальные. К первым относятся представители семейства грибовидных мадрепоровых кораллов (*Fungiidae*). Это крупные (от 5 до 35 см в поперечнике и более) одиночные, свободно лежащие, т. е. не прикрепленные к грунту, полипы. Все остальные рифовые мадрепоровые кораллы образуют колонии с мелкими полипами (от долей миллиметра до 1—2 см). По отношению к субстрату (месту прикрепления) колониальные формы можно разбить на две группы — стелющиеся и вздымающиеся. Стелющиеся представляют собой более или менее толстую пластину, плотно срастающуюся с поверхностью рифа и правильно повторяющую его рельеф. Вздымающиеся колонии, как показывает их название, подняты над поверх-





Виды кораллов.

1 — колючая акропора *Acropora echinata*. 2 — пальмовидная акропора *Acropora palmata*. 3 — бородавчатая монтипора *Montipora verrucosa*. 4 — листвидная монтипора *Montipora foliosa*. 5 — бороздчатая агариния *Agaricia agaricites*. 6 — листоносная павона *Pavona frondifera*. 7 — дланевидный грибовидный коралл *Fungia danai*. 8 — обычновенный грибовидный коралл *Fungia fungites*. 9 — колючий грибовидный коралл *Fungia echinata*. 10 — кротовидная полипифиллия *Polyphyllia talpina*.

Coral species.

1 — coral *Acropora echinata*. 2 — coral *Acropora palmata*. 3 — coral *Montipora verrucosa*. 4 — coral *Montipora foliosa*. 5 — coral *Agaricia agaricites*. 6 — coral *Pavona frondifera*. 7 — coral *Fungia danai*. 8 — coral *Fungia fungites*. 9 — coral *Fungia echinata*. 10 — coral *Polyphyllia talpina*.

хностью субстрата. Среди них различаются массивные, пластинчатые и разветвленные. Понятия эти настолько очевидны, что не требуют специальных пояснений.

Массивные колонии могут иметь шаровидную форму или состоять из множества округлых выростов. Когда такие выросты отделены друг от друга, колония называется кочковатой; если выросты почти вплотную сближены и между ними остаются лишь узкие ходы и полости, то колония получает название пористой.

Пластинчатые колонии могут быть листовидными (когда они состоят из тонких широких скелетных пластинок, напоминающих листья капусты или салата) либо ячеистыми. В последнем случае отдельные пластинки, срастаясь между собой, образуют подобие крупноячеистых сот.

Колонии разветвленных форм в зависимости от внешнего вида можно называть древовидными (если они имеют ствол и редкие крупные ветви), кустистыми (если они густо разветвлены и напоминают кустарники) и дисковидными (если они представляют собой сплошной или перфорированный диск). Обычно диск сидит на центральной ножке или же срастается с отвесной частью рифа боковой стороной. Вверх от диска отходят многочисленные простые или разветвленные веточки.

Теперь благодаря широкому распространению цветного телевидения и кино почти всем известно, что живые рифообразующие кораллы ярко и разнообразно окрашены. Однако, по-видимому, мало кто задумывался о том, что же лежит в основе этой цветовой гаммы. В общем на рифе преобладают кораллы бурых, буро-зеленых и желтоватых тонов, но между ними обязательно попадутся зеленые и малиновые колонии, бросающиеся в глаза своей яркой окраской. Приглядевшись к кораллам, находящимся не на осушке, а под водой, можно обнаружить и голубые и синие колонии или же пестрые формы с коричневыми стволом и ветвями и синими полипами. Встречаются и другие сочетания цветов и множества различных оттенков. Интересно отметить, что вся эта богатейшая палитра располагает, по сути дела, всего тремя основными красками — желтой, красной и синей, а разнообразие достигается только их сочетаниями.

Удивляться этому не приходится, ведь самые яркие и пестрые диапозитивы тоже создаются на основе всего лишь трех цветоносных слоев фотопленки — желтого, алого и голубого.

Синий и красный цвет кораллов зависит от их собственной пигментации, а желтую окраску им придают симбиотические одноклеточные водоросли, поселяющиеся в мягких тканях и играющие важную роль в жизнедеятельности кишечнополостных (см. гл. 7).

Концы ветвей древовидных и кустистых кораллов, а также края дисковидных, пластинчатых и стелющихся колоний всегда окрашены менее ярко, иногда они совсем белесые. В них как будто недостает желтого пигмента, и это действительно так. У всех означенных форм это молодые, растущие участки колоний, в которых водоросли еще не успели размножиться настолько, чтобы изменить цвет тканей коралла.

Здесь нет возможности перечислить все разнообразие рифообразующих мадрепоровых кораллов, да в этом нет и нужды, так как большинство видов встречается относительно редко. Ниже приводятся сведения о некоторых наиболее обычных массовых видах. (Буквами А, И, Т обозначено, в бассейне какого океана — Атлантического, Индийского, Тихого — данный вид встречается.)

Семейство Астроценидины *Astrocoeniidae*

Шипастый украшенный коралл *Stylocoeniella armata*

Стелющиеся по субстрату невзрачные бурые или темно-зеленые колонии с мелкими (не более 3 мм в диаметре) кораллитами. Полипы с 12 щупальцами. Скелет поверхности колонии несет множество мелких конических шипиков. Обычно растет в пространстве между колониями других видов. (И. Т.)

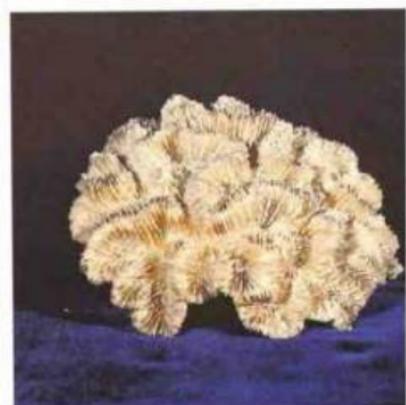
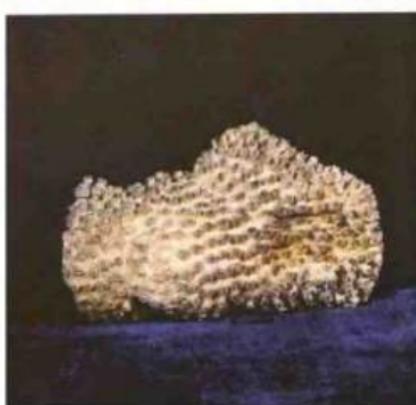
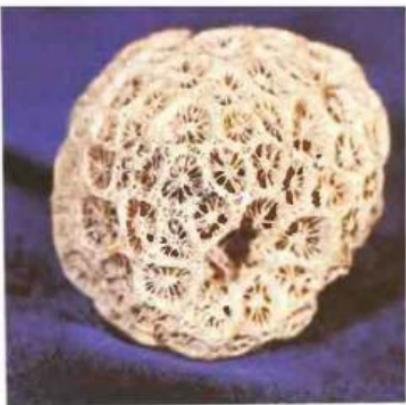
Семейство Псиллопориды *Pocilloporidae*

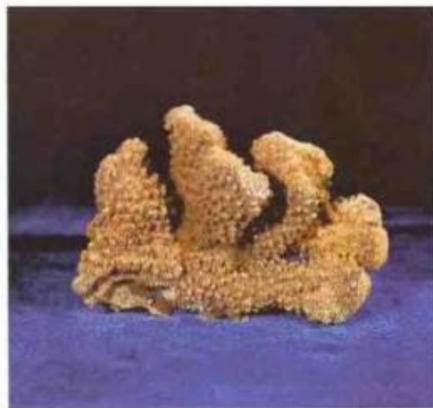
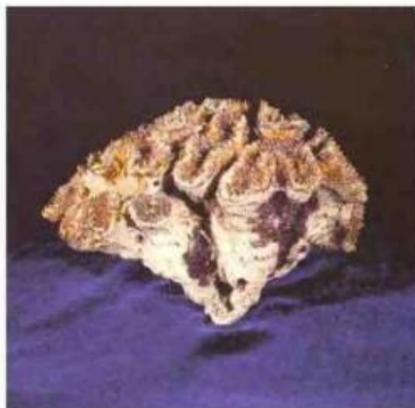
Серватопора *Seriatopora hystrix*

Колонии имеют вид густо разветвленного кустика. Все веточки тонкие, на концах заостренны. Кораллиты очень мелкие (около 1 мм в диаметре), расположены вдоль ветвей в несколько правильных рядов. Цвет нежный палево-желтый, иногда коричневатый. В местах со слабым волнением образует обширные заросли. Служит местом обитания множества мелких рифовых организмов, главным образом ракообразных и мальков рыб и других кораллобионтов (см. гл. 5). (И. Т.)

Стилофора *Stylophora pistillata*

Колония разветвленная, с очень толстыми и короткими, уплотненными с боков ветвями. Концы ветвей округлые, иногда даже несколько расширенные. Кораллиты менее 1 мм в диаметре. Они возвышаются над поверхностью скелета ветвей, придавая им мелко-зернистое строение. Цвет довольно разнообразный — от палево-желтого и светло-коричневого до желтовато-красного, иногда розового. Форма колоний этого вида весьма изменчива. У кораллов, поселившихся в лагунах и защищенных бухтах, ветви удлиненные





- | | | | |
|---|---|---|----|
| 1 | 2 | 7 | 8 |
| 3 | 4 | 9 | 10 |
| 5 | 6 | | |

Виды кораллов.

1 — корковидная подабация *Podabacia crustacea*. 2 — фавитес *Favites* spp. 3 — маницина *Manicina arcolata*. 4 — лосерогая миллепора *Millepora alcicornis*. 5 — обыкновенная галаксис *Galaxea fascicularis*. 6 — благородная симфиляния *Sympyllia nobilis*. 7 — бахромчатая эуфиллия *Euphyllia fimbriata*. 8 — щитовидная турбинария *Turbinaria pellata*. 9 — уплощенная миллепора *Millepora platiphylla*. 10 — изъязвленная миллепора *Millepora exesa*.

Coral species.

1 — coral *Podabacia crustacea*. 2 — coral *Favites* spp. 3 — coral *Manicina arcolata*. 4 — coral *Millepora alcicornis*. 5 — coral *Galaxea fascicularis*. 6 — coral *Sympyllia nobilis*. 7 — coral *Euphyllia fimbriata*. 8 — coral *Turbinaria pellata*. 9 — coral *Millepora platiphylla*. 10 — coral *Millepora exesa*.

и округлые в поперечном сечении. Кораллы, растущие на открытых участках рифа, имеют более короткие, крепкие и уплощенные ветви. Колонии с гребня рифа, где движение водных масс сказывается наиболее сильно, обладают очень короткими ветвями. Различие между колониями на разных участках рифа бывает настолько значительным, что многие специалисты, принимая отдельные формы за самостоятельные виды, насчитывали около десятка видов этого рода кораллов, что явно ошибочно. Немецкий исследователь Г. Дитлев (H. Ditlev, 1980) придерживается противоположной крайности — он считает род монотипическим, т. е. включающим всего один вид.

Стилофору можно обнаружить почти на каждом рифе, но она играет в биоценозах не ведущую, а второстепенную роль. По невыясненным причинам стилофора слабо заселена фауной кораллобионтов, хотя морфологически сходна с представителями близкородственного рода поциллопора, дающими приют множеству разнообразных рифовых организмов. (И. Т.)

*Десятилучевой членик *Madracis decactis**

Форма колонии зависит от особенностей гидрологического режима и потому весьма изменчива. Известны колонии массивные (типичная форма) и разветвленные, внешне очень сходные со стилофорой (форма *mirabilis*, т. е. «удивительная»). В отличие от большинства мадрепоровых у этого вида кораллиты снабжены десятью септами. Один из наиболее характерных видов встречается от поверхности до глубины 70 м. (А)

Поциллопора Pocillopora

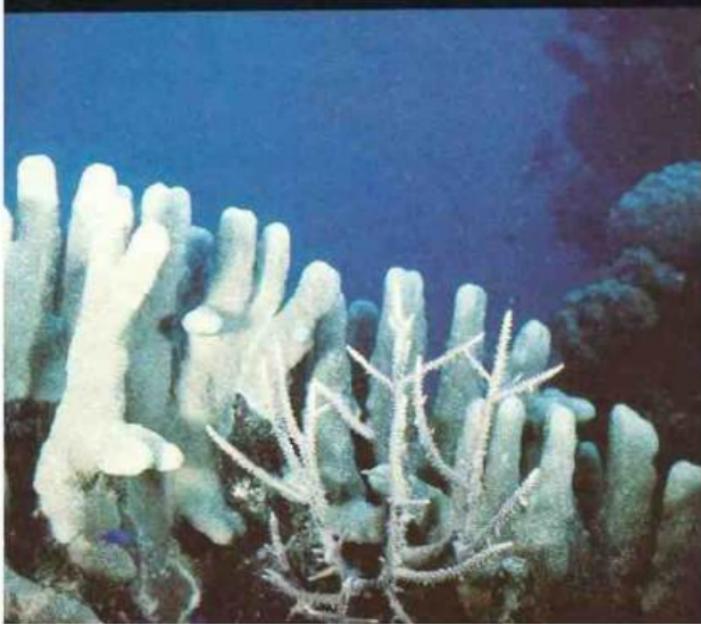
Представители этого рода внешне сходны со стилофорой, но отличаются от неё наличием бородавкообразных выростов, усеивающих всю поверхность колоний. Общее строение колонии в значительной мере зависит от условий обитания. Насчитываются, по крайней мере, пять видов, хотя многие специалисты предполагают, что их значительно больше. Поциллопорам принадлежит одно из ведущих мест на рифе — как по общей биомассе, так и по занимаемой ими площади. Велика их роль и как места обитания различных кораллобионтов.

46. Прибрежная поциллопора *Pocillopora eydouxi*.

Coral *Pocillopora eydouxi*.

47. Древовидная поциллопора *Pocillopora elongata*.

Coral *Pocillopora elongata*.





Олений птицелопора *Pocillopora damicornis*

Колонии небольшого размера, имеют вид густо разветвленного куста. Веточки тонкие, округлые в поперечном сечении. Бородавчатые выросты скелета не всегда отчетливо развиты. Цвет колонии желтовато-розовый, кончики ветвей несколько ярче их оснований. Один из наиболее обычных массовых видов. (И. Т.)

Бородавчатая птицелопора *Pocillopora verrucosa*

Подобно предыдущему виду напоминает небольшие (10—20 см в поперечнике) полушиаровидные кустики, однако отличается более толстыми и короткими ветвями. Цвет колонии малиново-красный, концы ветвей с отчетливым синеватым налетом. Обычный, часто встречающийся, но не массовый вид. (И. Т.)

Извилистая птицелопора *Pocillopora meandrina*

Сходна с бородавчатой птицелопорой, но отличается более широкими уплощенными ветвями, концы которых так тесно сближены, что между ними остаются лишь узкие извилистые щели (отсюда и название вида). Колонии малиново-красные. Обычный вид. (И. Т.)

Прибойная птицелопора *Pocillopora sydowii*

Ветви колонии плоские и широкие, с концами в форме закрученных изогнутых гребней. Цвет буроватый или зеленоватый, концы ветвей более светлые. Весьма обычный вид, заселяющий самую прибойную часть рифа. (И. Т.)

Древовидная птицелопора *Pocillopora elongata*

Колония состоит из одного или нескольких главных стволов с немногочисленными редкими ветвями. Цвет желтоватый, коричневатый или зеленоватый. Встречается не часто и только на глубине 5—6 м и более, где действие прибоя ослаблено. (И. Т.)

Семейство Акропориды *Acroporidae***Акропора *Acropora***

Представители этого рода, как правило, составляют основу рифа. Они заселяют почти всю поверхность и встречаются на самых разных участках, как защищенных, так и прибойных. Лишь неболь-

48. Прекрасная акропора *Acropora formosa*.

Coral *Acropora formosa*.

шое число видов образует стелющиеся колонии с отдельными коническими выростами, большинство же их разнообразно. По форме ветвления акропоры невероятно разнообразны: они могут иметь вид дерева с редкими или густыми ветвями, оленьих рогов, кустов различной степени густоты и дисков на ножке с отходящими вверх простыми либо дихотомирующими веточками. Весьма разнообразен и цвет этих кораллов — они могут быть желтыми, коричневыми или зелеными со множеством оттенков. Акропоры красного цвета не встречаются никогда. Как цвет, так и форма колоний во многом зависят от условий обитания, большинство видов подвержено сильной изменчивости.

Вследствие значительного разнообразия форм многие специалисты полагали, что этот род насчитывает не менее 200 видов. Недавно австралийская исследовательница К. Уоллес (C. Wallace, 1978) в результате ревизии рода пришла к выводу, что он включает всего лишь 50 видов. По-видимому, на самом деле это число несколько больше, так как в распоряжении К. Уоллес были экземпляры только с Большого Барьерного рифа Австралии.

Рогатая акропора Acropora palifera

Колония по форме, размерам и толщине ствола и ветвей напоминает молодые рога оленя. Цвет охристо-желтый. (И. Т.)

Прямая акропора Acropora robusta

Колония древовидная, с редкими ветвями, ствол и ветви в поперечном сечении округлые, толщина ствола до 4—5 см. Цвет колонии желтый или зеленый. (И. Т.)

Тихоокеанская акропора Acropora pacifica

По форме колонии схожа с прямой акропорой, но имеет более тонкие и длинные ветви. Цвет также желтый или зеленый. (Т.)

Акропора Хайме Acropora chaimaei

Отличается еще более тонкими ветвями и стволом при той же общей форме колонии, цвет обычно желтый. (Т.)

Хотя три последних вида акропоры очень похожи друг на друга, они не представляют собой разные стадии роста колонии одного вида, так как тонковетвистые колонии акропоры Хайме нередко бывают значительно крупнее прямой акропоры, отличающейся более толстыми ветвями и стволом. Не исключено, однако, что неко-

49. Стебельчатая акропора *Acropora guppyi*.
Сорта *Acropora guppyi*





торые древовидные акропоры, считающиеся самостоятельными видами, при тщательном изучении окажутся всего лишь экологическими модификациями.

Все эти акропоры, а также другие близкие к ним древовидные формы обычно растут между колониями других видов кораллов. Они избегают прибрежных участков, и потому чаще их можно встретить либо в защищенных барьерами проточных лагунах, либо на глубине 2–3 м и более (считая от нуля глубин), где воздействие волн ослаблено.

Кустистые виды этого рода очень многочисленны, причем иногда их бывает трудно отграничить от древовидных.

Прекрасная акропора *Acropora formosa*

Внешний вид отдельно растущей колонии сходен с описанными выше древовидными формами, но благодаря более густому ветвлению и способности обильно разрастаться на значительной площади этот вид создает поселения, напоминающие заросли колючих кустарников. Цвет старых частей колонии светло-кофейный, концы веточек слегка розоватые. Избегает прибрежных участков. (И. Т.)

Шероховатая акропора *Acropora aspera*

Колонии в виде округлых «подушек» до 40–50 см в диаметре. Кораллиты слабо выступают над поверхностью скелета ветвей, которые благодаря этому получают сходство с грубым напильником. Цвет желтоватый или желто-зеленый, концы ветвей более светлые. Часто поселяется в приливо-отливной зоне. (И. Т.)

Пузырчатая акропора *Acropora bullata*

Колония в виде правильного куста. Кораллиты, имеющие округлую, полушаровидную форму, покрывают всю поверхность ветвей в виде крупных капель или пузырьков. Цвет коралла коричневато-желтый, кончики ветвей с розовым оттенком. Растет на защищенных от волн участках. (Т.)

Акропора Куелча *Acropora quechii*

Колонии кустистые, с тонкими ветвями. Кораллиты в виде крупных зерен направлены наружным концом к вершине ветви.

50. Шероховатая акропора *Acropora aspera*.

Coral *Acropora aspera*.

51. Носатая акропора *Acropora nasuta*.

Coral *Acropora nasuta*.



Цвет нежно-палевый. Самые молодые кораллиты голубого цвета. В лагунах образует обширные заросли. (И. Т.)

Колючая акропора *Acropora echinata*

Колония имеет вид неправильно разветвленного куста с тонкими ветвями. Кораллиты узкие и длинные, похожи на иглы хвойных растений. Цвет колонии светло-желтый. Встречается нечасто, растет на глубине 5—8 м. (Т.)

Заросли кустистых акропор служат прибежищем множеству различных обитателей рифа, среди их ветвей прячутся от опасности коралловые рыбки, пестрые стайки которых постоянно снуют между колониями. Многие из этих рыб питаются мягкими тканями кустистых акропор, откусывая и перемалывая крепкими челюстями кончики тонких ветвей.

Стелющаяся акропора *Acropora gypsu*

Как показывает название, колонии этого вида не возвышаются над субстратом — они как бы растекаются широким пластом, от которого торчат вверх короткие конические неразветвленные выросты, сплошь усеянные кораллитами. Цвет обычно ярко-зеленый, кончики конусов лимонно-желтые. Разрастаются на самых прибойных участках рифа. (Т.)

Низкая акропора *Acropora humilis*

Основание колонии имеет вид окружной толстой пластинки, от которой вверх и наклонно в стороны отходят толстые ветви, со всех сторон усеянные кораллитами, имеющими вид чешуек. Средняя часть нижней стороны диска срастается с субстратом, а его края обычно несколько приподняты. Цвет колонии светло-коричневый, концы ветвей бледно-розовые. Весьма обычный вид. Поселяется на прибойных участках. (И. Т.)

Носатая акропора *Acropora nasuta*

Основание колонии массивное, толстое, врастает в субстрат наподобие репы. От верхней дисковидной его части отходят толстые слабо разветвленные ветви. Кораллиты в виде коротких чешуек, несколько напоминающих по форме носик чайника. Цвет колонии коричневый, концы ветвей более светлые, охристые. Встречается нечасто, растет на глубине 5—8 м на грунте из скаменивших обломков отмерших кораллов. Колонии этого вида,

несмотря на слабую разветвленность, довольно обильно заселены различными кораллобионтами. (И. Т.)

Гиацинтовая акропора *Acropora hyacinthus*

Колония в форме плоской чаши на короткой толстой ножке. Сама чаша, или диск, у небольших экземпляров имеет вид сплошной пластинки, а у крупных старых колоний по краям несет множество сквозных отверстий. Короткие пальчаковые веточки отходят только от верхней стороны чаши (диска). В центральной ее части они направлены строго вверх, а по краям отклоняются в стороны. Если колония растет на отвесных участках рифа, правильная ее форма нарушается и она становится асимметричной, так как начиная с определенного момента ее диск может разрастаться лишь в мористом направлении. Цвет гиацинтовой акропоры ярко-зеленый или золотисто-охристый, краевые части диска и соответствующие им веточки значительно светлее. Занимает на рифе наиболее прибрежные участки. (И. Т.)

Симметричная акропора *Acropora symmetrica*

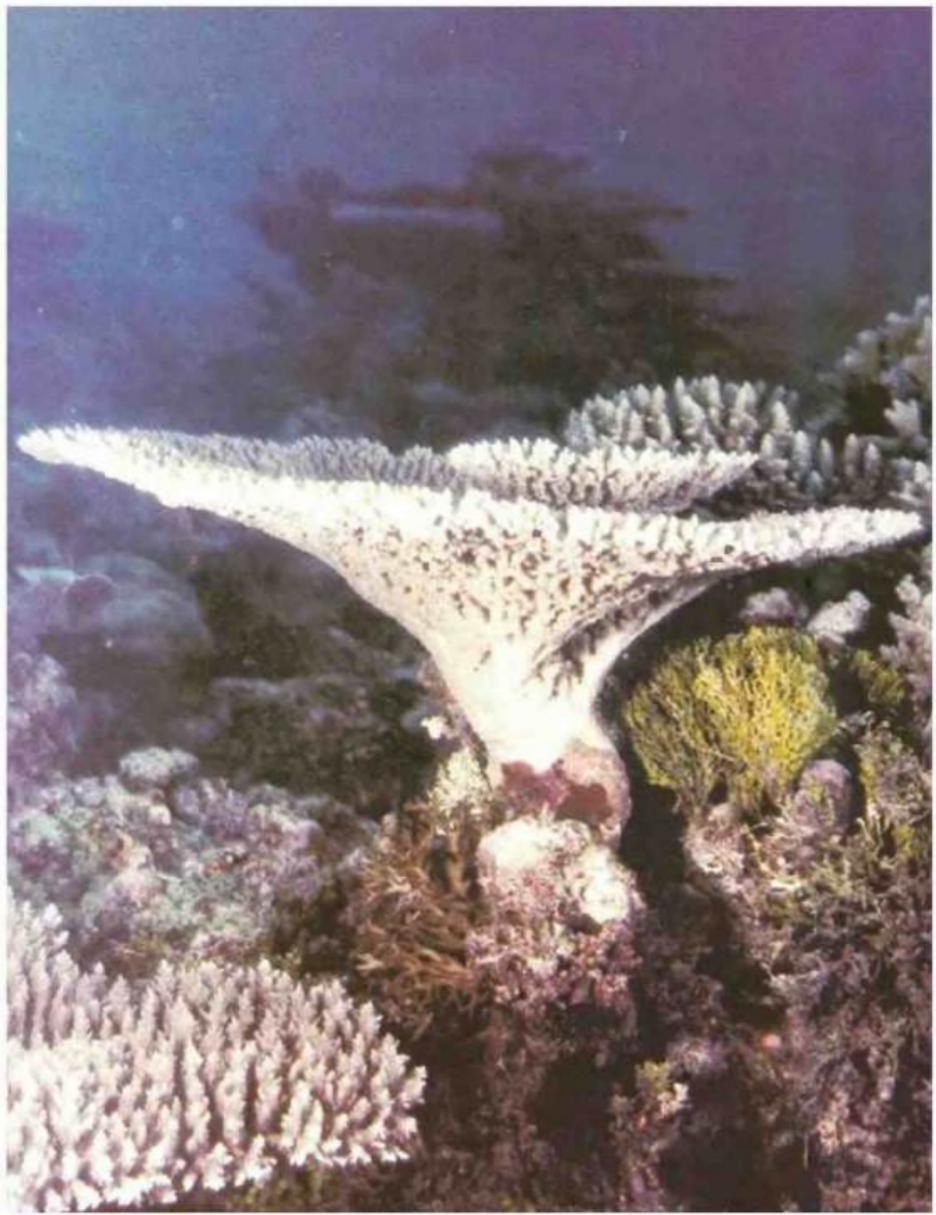
По форме и цвету колония очень сходна с гиацинтовой акропорой, но отличается от нее большим числом сквозных отверстий в диске, которые разбросаны по всей его площади как на старых, так и на молодых колониях. Подобно предыдущему виду предполагает самые прибрежные участки рифа. (И. Т.)

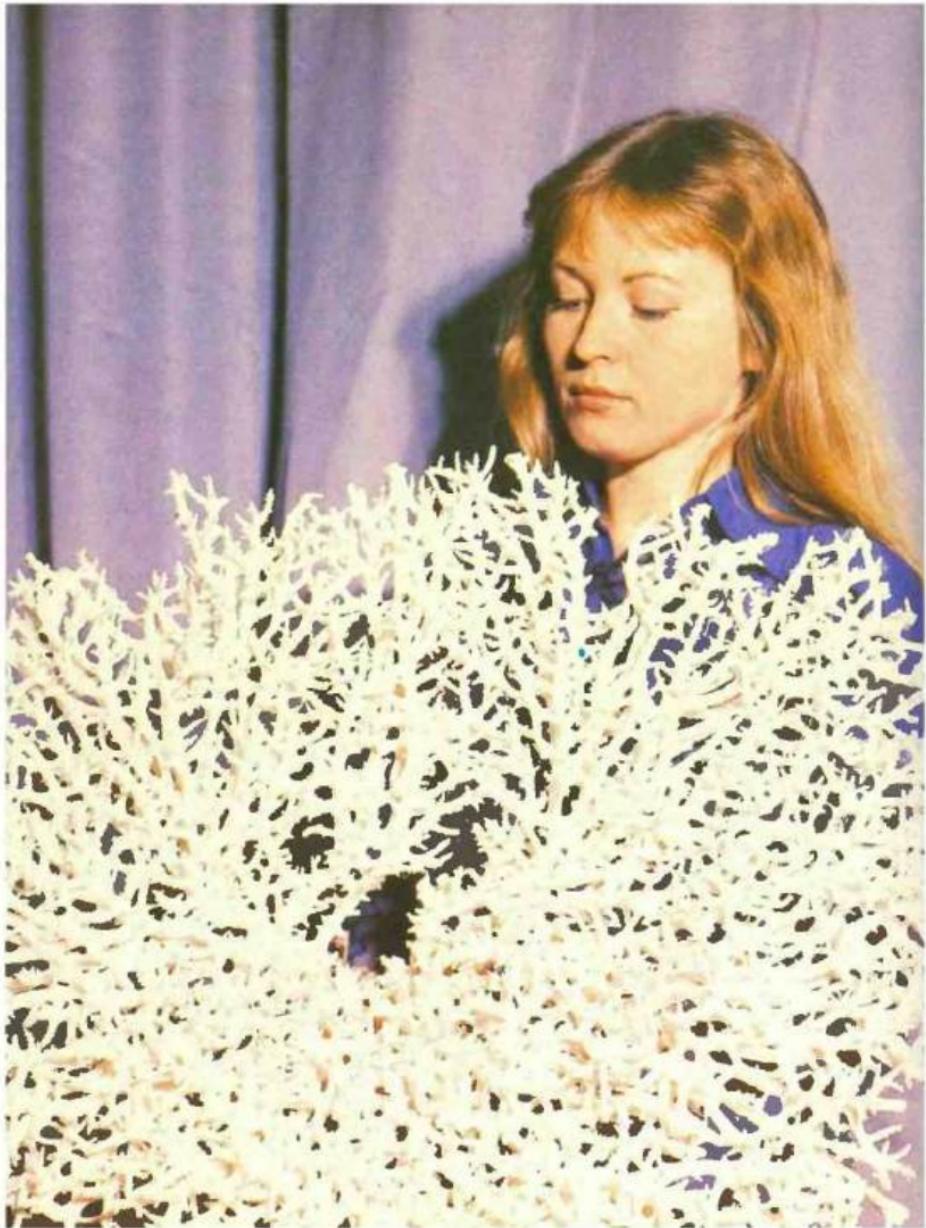
Пальмовидная акропора *Acropora palmata*

Колония в форме очень широкой плоской воронки, обычно с глубокими вырезами от краев до середины диска. Укреплена с помощью толстой ножки. Полипы расположены как на верхней, так и на нижней сторонах диска. Весьма обычный вид, поселяющийся на гребне рифа на прибрежных участках. (А.)

Дисковидные колонии трех последних видов, несмотря на изящество, прекрасно противостоят самому сильному прибою. Казалось бы, набегающая волна неизбежно должна сломать тонкий и хрупкий диск, однако вода свободно проходит сквозь колонию, как через решето. Плоские лепешки дисковидных акропор почти сплошь покрывают верхнюю часть гребня рифа, они же в несколько ярусов располагаются на его отвесной наружной стороне.

53. Гиацинтовая акропора *Acropora hyacinthus*.
Coral *Acropora hyacinthus*.





Бородавчатая монтипора *Montipora verrucosa*

Колония стелющаяся, пластинчатая. Кораллиты сплошь покрывают всю верхнюю сторону пластинки в виде небольших округлых бородавок. Цвет колонии коричневый. Поселяется на прибрежных частях рифа. (И. Т.)

Листовидная монтипора *Montipora foliosa*

Колония по форме напоминает листья салата. Центральная часть состоит из узловатых или комковатых разрастаний, а по краям в виде венчика расположены широкие листовидные округлые пластинки. Цвет всего образования густо-коричневый, но срединная часть и края листовидных пластинок несут сиреневый налет мелких живых полипов. Этот вид обитает в спокойных водах лагун, выносит некоторое заиление. (И. Т.)

Представители рода монтипора играют на рифе важную, хотя и не первостепенную роль. Подобно акропорам они образуют колонии самой разнообразной формы, но, поскольку у большинства видов окраска неяркая, обычно на них не обращают внимания.

Семейство Агарцидины *Agariciidae***Бородавчатая агарция *Agaricia agaricites***

Колония массивная или пластинчатая, в ряде случаев пластинки располагаются под углом друг к другу, образуя подобие сот с крупными ячейками. Кораллиты сидят рядами в неглубоких бороздках, которые отделены друг от друга округлыми в поперечном сечении гребнями. Форма колонии в значительной степени зависит от гидрологического режима. Массивные формы приурочены преимущественно к верхнему ярусу рифа, более подверженному воздействию прибоя. Пластинчатые и ячеистые колонии встречаются, как правило, либо на более защищенных от прибоя участках рифа, либо на глубине, где действие волнения оказывается слабее. Цвет живых кораллов буроватый. (А.)

Листовицкая ванона *Pavona stondiferi*

Колония ячеистая, образованная множеством соприкасающихся между собой листовидных пластинок, сплошь усыпанных мелкими плоскими слитыми друг с другом кораллитами. Цвет коралла коричневый, наружные края пластинок почти бесцветные

или палевые. Очень обычный вид для лагуи. Выносит довольно сильное заиление. Ячейки этого вида служат естественным укрытием для множества кораллобионтов, каждый из которых имеет как бы собственную изолированную камеру с одним входом. (И. Т.)

Семейство Тамнастериды *Thamnasteriidae*

Соприкасающаяся псаммокора *Psiammocora coniqua*

Внешне колония напоминает разветвленный лишайник, концы таллома*, которого сближены между собой, так что иногда могут даже соприкасаться. Цвет коралла нежно-салатный, иногда светло-коричневый. Растет в лагунах на заиленном грунте с примесью песка. (И. Т.)

* У лишайников и водорослей нет корней, стволов, ветвей и листьев, свойственных высшим растениям. Им соответствуют разные части и однородного по внутреннему строению тела, называемого талломом.

Семейство Грибовидные кораллы *Fungiidae*

С своеобразной группой одиночных рифообразующих мадрепоровых кораллов с крупными округлыми и эллипсовидно вытянутыми полипами величиной от нескольких сантиметров до полуметра. В большинстве случаев эти кораллы не прирастают к субстрату, а свободно лежат на дне. Правда, молодые полипы с помощью короткой ножки прикрепляются к грунту. Но как только кораллит вырастает до 1 см в поперечнике, ножка обламывается и полип падает на дно, где продолжает расти. А на ножке развивается новый кораллит.

Давиев грибовидный коралл *Fungia datai*

Коралл плоский, в форме почти правильного диска, имеющего 5—12 см в диаметре. Ротовое отверстие в виде короткой щели, септы прямые радиальные. По строению и размерам обладает поразительным сходством с перевернутой пластинками вверх шляпкой обыкновенного гриба — сыроежки. Края полипа розовые, иногда малиново-красные, середина почти белая. Встречается на любых рифах, но избегает прибрежных участков. (И. Т.)

Обыкновенный грибовидный коралл *Fungia fungites*

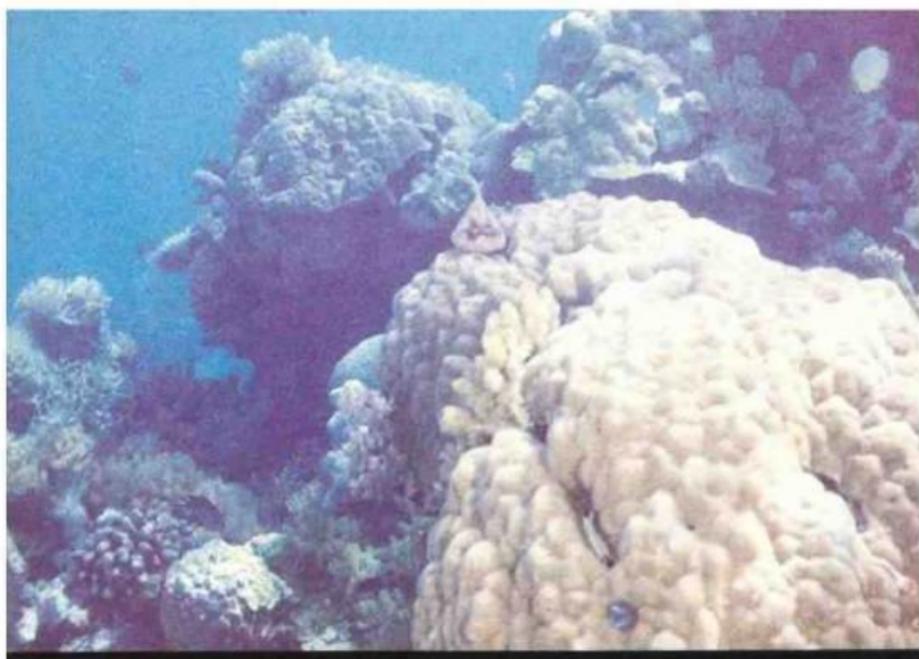
Ходен с предыдущим, но форма кораллита не плоская, а ширококоническая. Септы извилистые, некоторые разветвлены. Цвет

55. Желтый порит *Porites lutea*.

Coral *Porites lutea*.

56. Дольчатый порит *Porites lobata*.

Coral *Porites lobata*.





грязновато-желтый, местами розовый. Шупальца светло-зеленые. Обитает в тех же местах, что и данаев грибовидный коралл. В центре нижней стороны обоих видов можно видеть небольшой вырост («пуповину») — след на месте прикрепления коралла к ножке. (И. Т.)

Колючий грибовидный коралл *Fungia echinata*

Тело уплощенное, овальное. Большой диаметр до 35 см, меньший — до 25 см. Ротовая щель удлиненная, расположена вдоль большого диаметра. Септы с множеством острых зазубрин по верхнему краю. Цвет охристый. Встречается в тех же местах, что и другие грибовидные кораллы. (И. Т.)

Слизнеобразная герполита *Heterolitha itmax*

Внешне похожа на колючий грибовидный коралл, но отличается еще более удлиненной формой, напоминающей гигантского слизня. Главный рот имеет вид длинной щели, которая тянется от одного конца тела до другого. Кроме того, имеются многочисленные вторичные ротовые отверстия, расположенные в несколько рядов вдоль главного. Длина тела до 45 см, наибольшая ширина до 20 см. Цвет темно-охристый. Обитает в спокойных водах. (И. Т.)

Кротовидная полифиллия *Polyphyllia tigrina*

Форма тела довольно разнообразна — от округлой до овальной и даже вытянутой, наподобие слизнеобразной герполиты. Часто имеет вид тонкостенной чаши, лежащей на грунте выпуклой стороной вверх. Вся наружная поверхность испещрена множеством маленьких коротких септ, сгруппированных вокруг многочисленных ротовых отверстий. Внешне структура поверхности несколько напоминает короткий плотный шерстный покров крота. Сходство с этим зверьком усугубляется вальковатой округлой формой кораллита. Диаметр чашевидных особей до 20 см, вытянутые экземпляры могут достигать в длину 35 см. Цвет темно-коричневый. Встречается в очень спокойных водах, часто на сильно заиленных грунтах. (Т.)

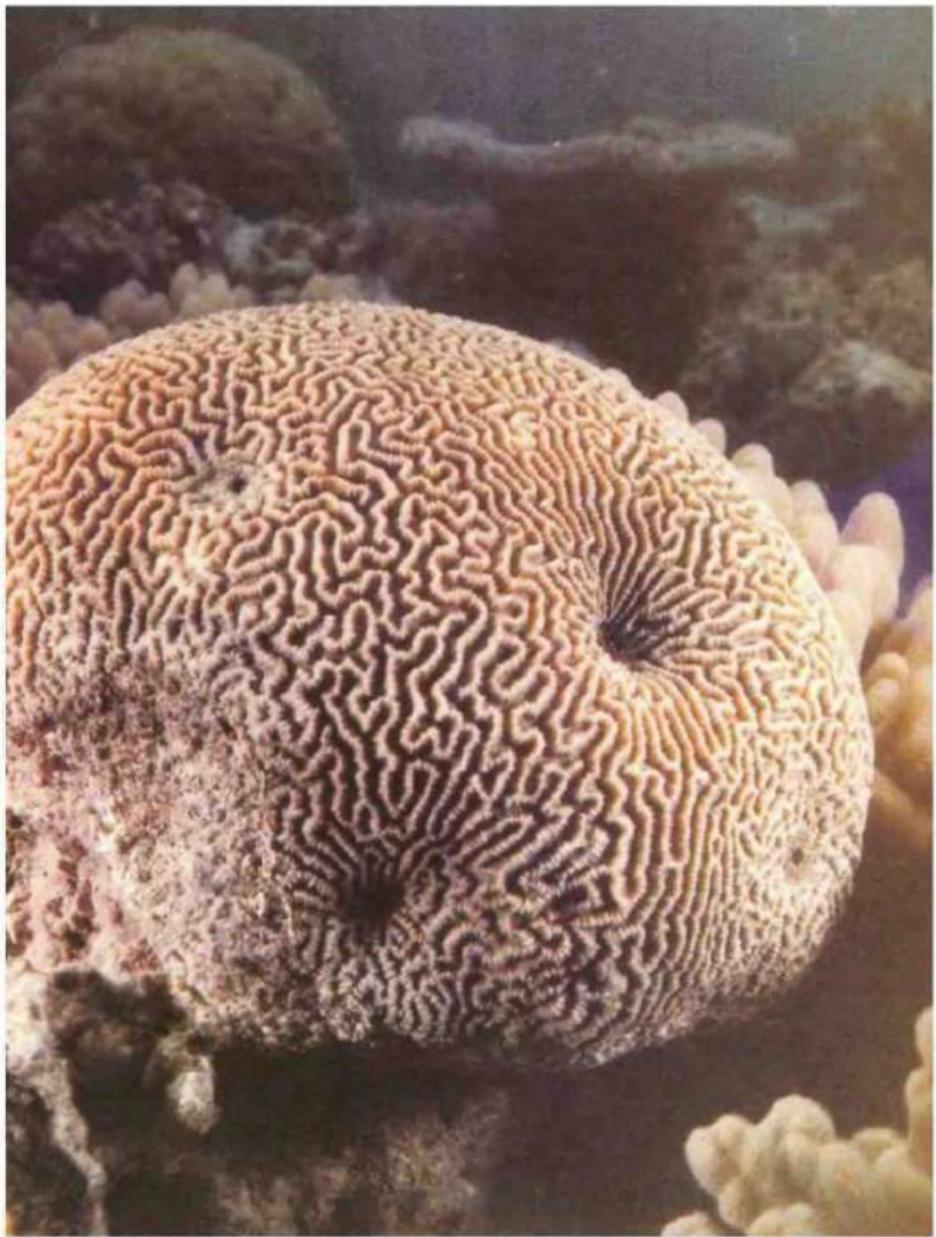
Несмотря на множество ротовых отверстий и сгруппированных вокруг них септ и венчиков щупалец, полифиллия, несомненно, представляет собой своеобразный одиночный коралл. В пользу это-

57. Прекрасная фавия *Favia speciosa*.

Coral *Favia speciosa*.

58. Черноватый порит *Porites nigrescens*.

Coral *Porites nigrescens*.



то говорит наличие у неповрежденных экземпляров рудимента главной ротовой щели, проходящей от края до края чаши наподобие главному рту герполиты. Этот главный рот уже потерял свое функциональное значение и имеет вид простой борозды, делящей кораллит на две равные части. Пища в организм поступает через многочисленные вторичные рты. Тонкая чаша кораллита легко ломается, но полифиллия обладает прекрасными регенерационными способностями и может восстановить всю чашу из обломка величиной всего 2—3 см. Большая серия кораллов этого вида, собранная нами на островах Филжи и Самоа, при ближайшем рассмотрении оказалась почти на 90 % состоящей из регенерантов. Дело в том, что в таких случаях кораллит лишен характерной борозды на месте первичного рта, так как она при регенерации не восстанавливается. На нижней стороне таких экземпляров четко обозначены границы обломка, из которого развился целый коралл.

Эволюционный путь, пройденный полифиллией, можно проследить по этапам морфологического ряда описанных выше представителей семейства. В начале этого ряда стоит радиально-симметричный одиночный данаев грибовидный коралл, а в его конце, по сути дела, находится уже колония из множества ртов с венчиками шупалец, которые морфологически и функционально ничем не отличаются от других колоний с большим числом кораллитов.

Происхождение полифиллии можно представить себе следующим образом. Ее отдаленные предки — сравнительно небольшие одиночные круглые грибовидные кораллы вполне успешно облавливали окружающее пространство. В процессе эволюции по мере увеличения размеров тела единственный рот перестал справляться с захватом пищевых объектов, несмотря на его большую протяженность. Тогда-то и возникли вторичные ротовые отверстия, равномерно покрывающие всю верхнюю сторону кораллита. Функционально особь стала колонией.

Керковидные подабвания *Podaedacia crustacea*

Коралл в виде тонкого пласта стелется по поверхности рифа. Расположение ротовых отверстий и окружающих их септ очень сходно с таковыми герполиты. Единственный представитель семейства, прочно срастающийся с субстратом. Цвет коричневый. Встречается на различных, в том числе и прибрежных участках рифа. (И. Т.)

59. Коралл мозговик *Leptoria phrygia*.
Coral *Leptoria phrygia*.

Семейство Поритиды *Poritidae*

Желтый порит *Porites lutea*

Колония массивная, в виде правильного шара от нескольких сантиметров до десятков сантиметров и даже до 1—2 м в диаметре. Кораллиты не возвышаются над поверхностью скелета колонии. Цвет охристый. Поселяется на любых участках рифа, выносит обсыхание и сильный прибой. Один из самых массовых видов рифообразующих кораллов. (И. Т.)

Дольчатый порит *Porites lobata*

Массовые колонии разделены широкими нечеткими перетяжками на округлые доли. Размер и цвет сходны с предыдущим видом. (И. Т.)

Черноватый порит *Porites nigrescens*

Колонии ветвящиеся, в виде негустых кустиков с короткими округлыми в поперечном сечении ветвями. Цвет темно-коричневый. Растет в заливных лагунах. (И. Т.)

Обыкновенный порит *Porites porites*

Форма колонии, зависящая от особенностей гидрологического режима, весьма изменчива. Известны колонии массивные, комковатые и разветвленные. Цвет охристый или коричневый. (А.)

Представители поритов играют на рифе одну из ведущих ролей, уступая в численности и площади покрытия дна только видам рода акропора.

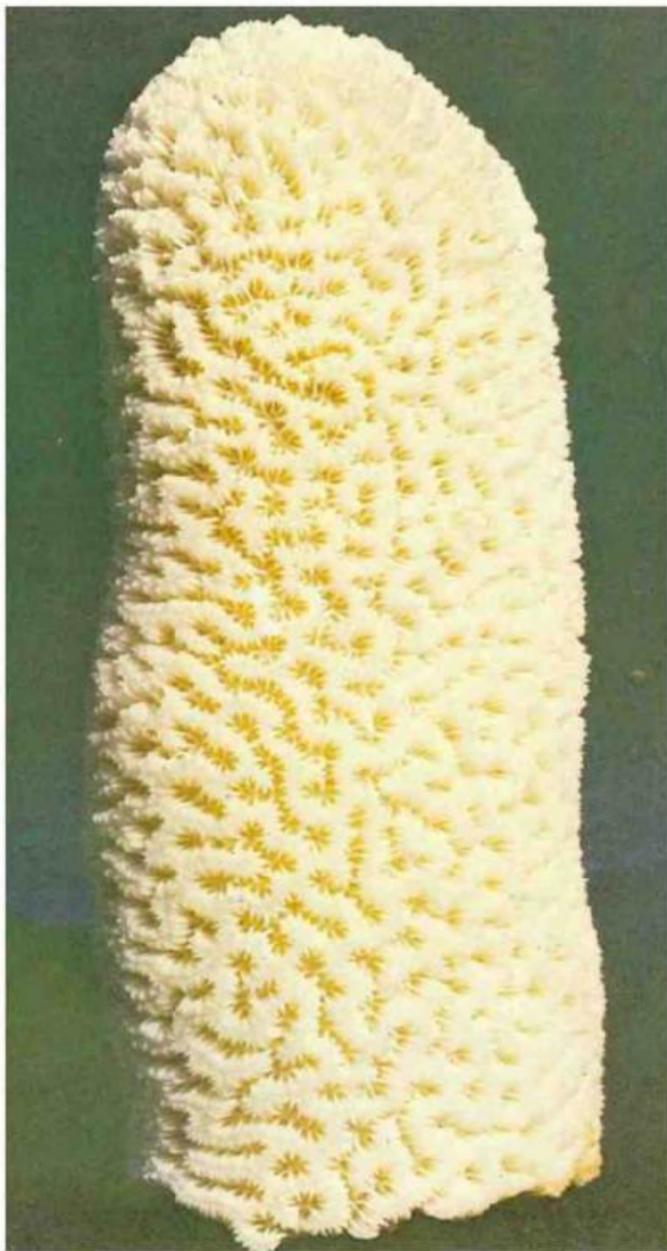
Семейство Фавиниды *Faviidae*

Прекрасная фавия *Favia speciosa*

Колония шаровидная или полушаровидная. Кораллиты в виде правильных колечек из коротких сelt около 1 см в диаметре. Цвет золотисто-коричневый, втянутые полипы внутри кораллита ярко-зеленые. Растет по всему рифу от приливной зоны до глубины нескольких метров как на спокойных, так и на прибойных участках. (И. Т.)

60. Цилиндрическая дендрогира *Dendrogyra cylindricus*.

Coral *Dendrogyra cylindricus*.





Фавитес *Favites spp.**

Несколько трудно различимых видов этого рода образуют массивные шаровидные и полушаровидные колонии. Кораллиты тесно соприкасаются между собой стенками, образуя пяти-, шестиугольные ячейки. Цвет колонии буровато-зеленый, центральная часть кораллита (втянутый полип) мутно-зеленая. Виды различаются главным образом по форме и размерам кораллитов. (И. Т.)

Маницина *Manicina areolata*

Колония уплощенная, полусферическая или коническая. Молодые экземпляры растут на толстой ножке, которая по мере роста нередко обламывается, и тогда колония продолжает развитие, свободно лежа на грунте. Ротовые отверстия всех полипов сливаются в единую щель, лежащую на дне глубокой борозды. Цвет колонии желтоватый, полипы зеленоватые. Встречается преимущественно на мягких грунтах.

Многими исследователями отмечается уникальная способность маницины активно переворачиваться нижней стороной вверх и выбираться наружу в том случае, если колонию занесло песком или илом. (А.)

Узорчатая платигира *Platygyra daedalea*

Внешне колония сходна с представителями рода фавитес, но отличается строением кораллитов. Ротовые отверстия полипов имеют щелевидную форму, а сами они располагаются короткими рядами, причем каждая группа ртов окружена общим венчиком шупалец (а соответственно и септ). Цвет коралла охристый или буроватый, полипы зеленые. Растет в разных частях рифа. (И. Т.)

Пластинчатая платигира *Platygyra lamellina*

Колония, как и у большинства представителей семейства, массивная, почти шаровидная или полушаровидная. Отдельные кораллиты отсутствуют — все они сливаются в длинные извилистые ряды, имеющие вид неглубоких бороздок с поперечными септами по краям. Короткие щелевидные ротовые отверстия проходят по дну таких бороздок. Цвет колонии буро-зеленый, живые ткани внутри бороздок светло-зеленые. Локализация на рифе самая различная — от осушной зоны до глубины нескольких метров. (И. Т.)

* Sp. — сокращенное латинское слово «species». т. е. «вид», а «spp.» соответственно означает «виды».

Коралл мозговик *Leptoria phrygia*

Колония чаще всего в форме правильного полушария, вся поверхность которого, подобно мозгу человека, покрыта четкими извилинами. Ротовые отверстия всех кораллитов слиты в сплошную щель, пролегающую по дну борозд. Точно посередине борозды проходит тонкая скелетная пластинка. Колония буро-зеленая, мягкие ткани в бороздах более светлого зеленого цвета. Встречается на тех же участках рифа, где и пластинчатая платигира. (И. Т.)

На основании приведенных описаний характерных представителей семейства фавиnid можно проследить отчетливую тенденцию к постепенной утрате индивидуальности отдельных полипов и слиянию их в единое целое (картина, обратная тому, что было показано у грибовидных кораллов). Кораллы мозговик, крайний в этом ряду специализации, может рассматриваться как единая особь. Несмотря на противоположные по направлению эволюционные процессы, проходящие в этих двух семействах, они приводят к сходным биологическим результатам. В обоих морфологических рядах наиболее высокоразвитые формы гораздо полнее и лучше облавливают окружающее пространство.

Семейство Дендрогирииды *Dendrogyriidae*

Цилиндрическая дендрогира *Dendrogyra cylindrus*

Колония стелется по субстрату толстой пластиной, от которой поднимаются вверх колоннообразные, круглые в поперечном сечении, неразветвленные стволы. Как и у коралла мозговика, отдельные полипы отсутствуют. По пластине и стволам проходят соединенные между собой многочисленные извитые борозды, на дне которых расположен единый шелевидный рот. Растет на самых прибрежных участках, где другие виды рифообразующих кораллов не встречаются. (А.)

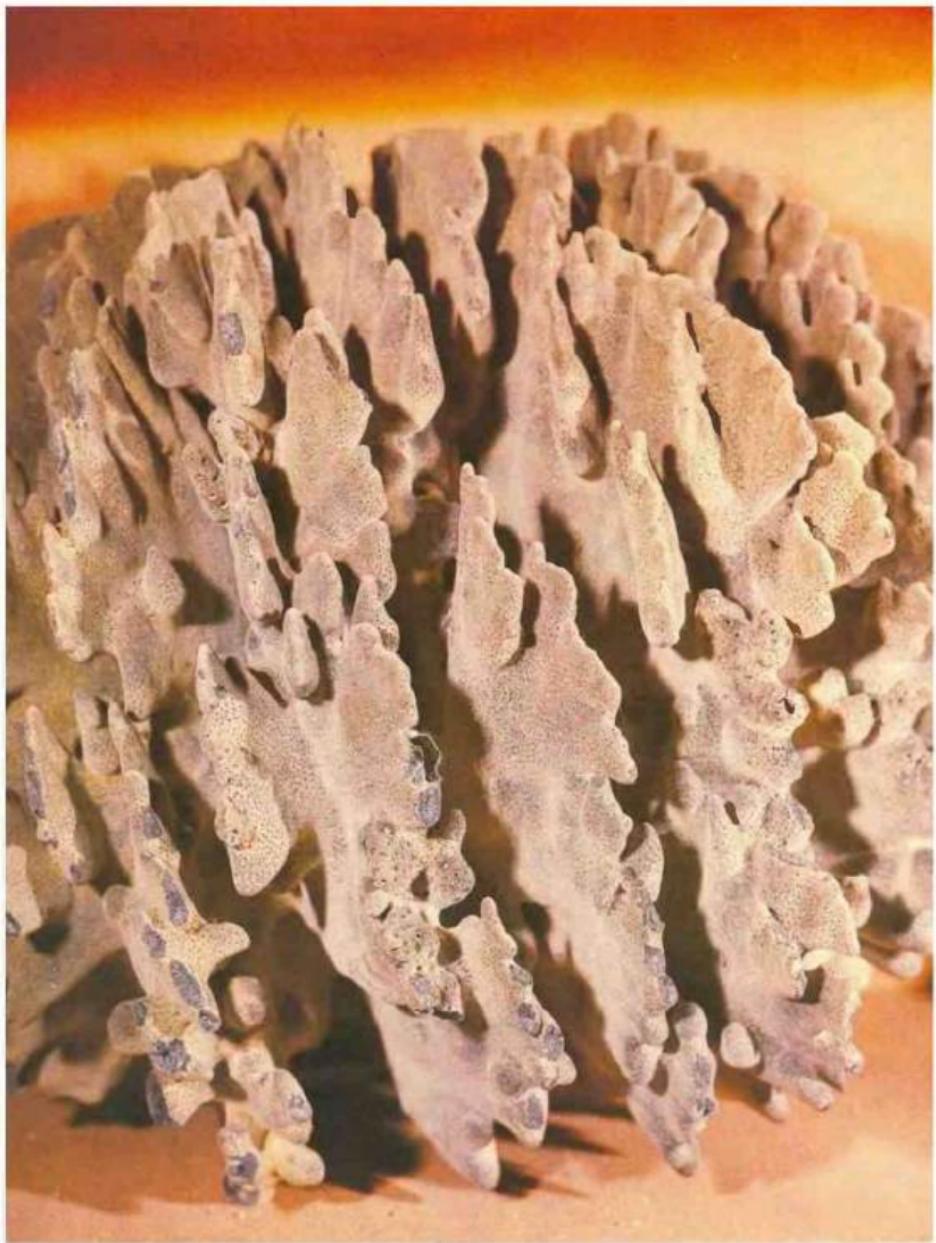
Семейство Окулиниды *Oculinidae*

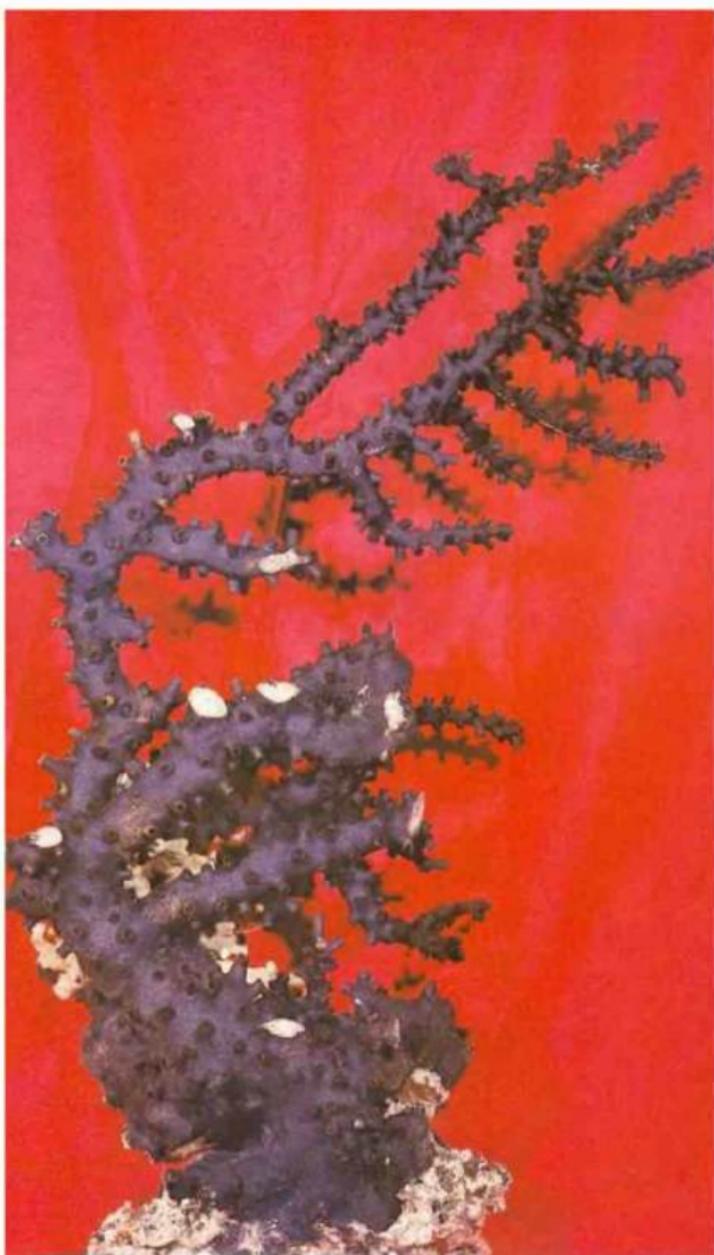
Обыкновенная галаксия *Galaxea fascicularis*

Колония полушиаровидная. Кораллиты густо усеивают всю поверхность в виде коротких пеньков округлой или овальной формы в поперечном сечении. Цвет колонии коричневатый, зеленый, желтый или почти белый, мягкие ткани полипов зеленые. Встречается как в лагунах, так и на прибрежных участках рифа. (И. Т.)

62 Голубой коралл *Heliopora coerulea*.

Coral *Heliopora coerulea*.





Семейство Муссиды *Mussidae***Ребристая лобофиллия *Lobophyllia costata***

Колония полушаровидная. Крупные кораллиты расположены группами по два — четыре, реже по одному на концах коротких уплощенных с боков ветвей. Цвет колонии буро-зеленый, мягкие ткани полипов более интенсивного зеленого цвета. Поселяется на участках рифа с умеренным волнением. (И. Т.)

Благородная симфиллия *Sympyllum nobilis*

Внешне очень похожа на лобофиллию, но наружные края кораллитов или их рядов сливаются между собой, не оставляя никаких промежутков. Обычно вся поверхность имеет зеленый цвет, особенно ярко окрашены мягкие ткани полипов. Избегает прибрежных участков. (И. Т.)

Семейство Карнофиллиды *Caryophylliidae***Бахромчатая эуфиллия *Euphyllia fimbriata***

Колония в виде полуширия от 50 см до метра высотой. Толстые, редко, но правильно разветвленные ветви отходят от центра полуширия. Концевые отделы ветвей заканчиваются одиничными, сдвоенными или строенными крупными кораллитами. У старых колоний основания ветвей разрушаются и переламываются, после чего ветви теряют связь между собой, но все образование сохраняет прежнюю форму. Отдельные ветви-сектора можно извлечь из полуширия и снова установить на прежнее место. Цвет колонии бурый. Поселяется эуфиллия только в тихих лагунах или на такой глубине, где не оказывается действие прибоя. (И. Т.)

Семейство Дендрофиллиды *Dendrophylliidae***Чернеющий коралл *Dendrophyllia micranthus***

Колония древовидная, редко и обычно неправильно разветвленная. Кораллиты в виде коротких пеньков около 1 см в диаметре сидят на стволе и ветвях. Цвет колонии при жизни темный с зеленоватым или фиолетовым отливом, реже темно-коричневый. Собранные и высушенные кораллы приобретают интенсивную черную окраску. Растет с прибрежной стороны или в лагунах, но на глубине не менее 4—5 м. (И. Т.)

63. Чернеющий коралл *Dendrophyllia micranthus*.

Coral *Dendrophyllia micranthus*.

Багряный коралл *Tubastraea coccinea*

Маленькие полушаровидные колонии с несколькими десятками крупных (0,5—1 см в диаметре) кораллитов, имеющих вид коротких пеньков. Цвет интенсивно красный, киноварный. Растет обычно на прибрежных участках, но только в затененных пещерах и нишах. (А. И. Т.)

Щитовидная турбинария *Turbinaria peltata*

Колония стелющаяся, пластинчатая или бокаловидная. Кораллиты расположены на верхней стороне либо внутри чаши бокала. Цвет колонии сероватый. Поселяется на разных участках рифа от литорали до глубины нескольких метров, избегает прибрежных участков. (И. Т.)

Подкласс Восьмилучевые кораллы *Octocorallia*

**Отряд Солнечные кораллы
*Helioporida***

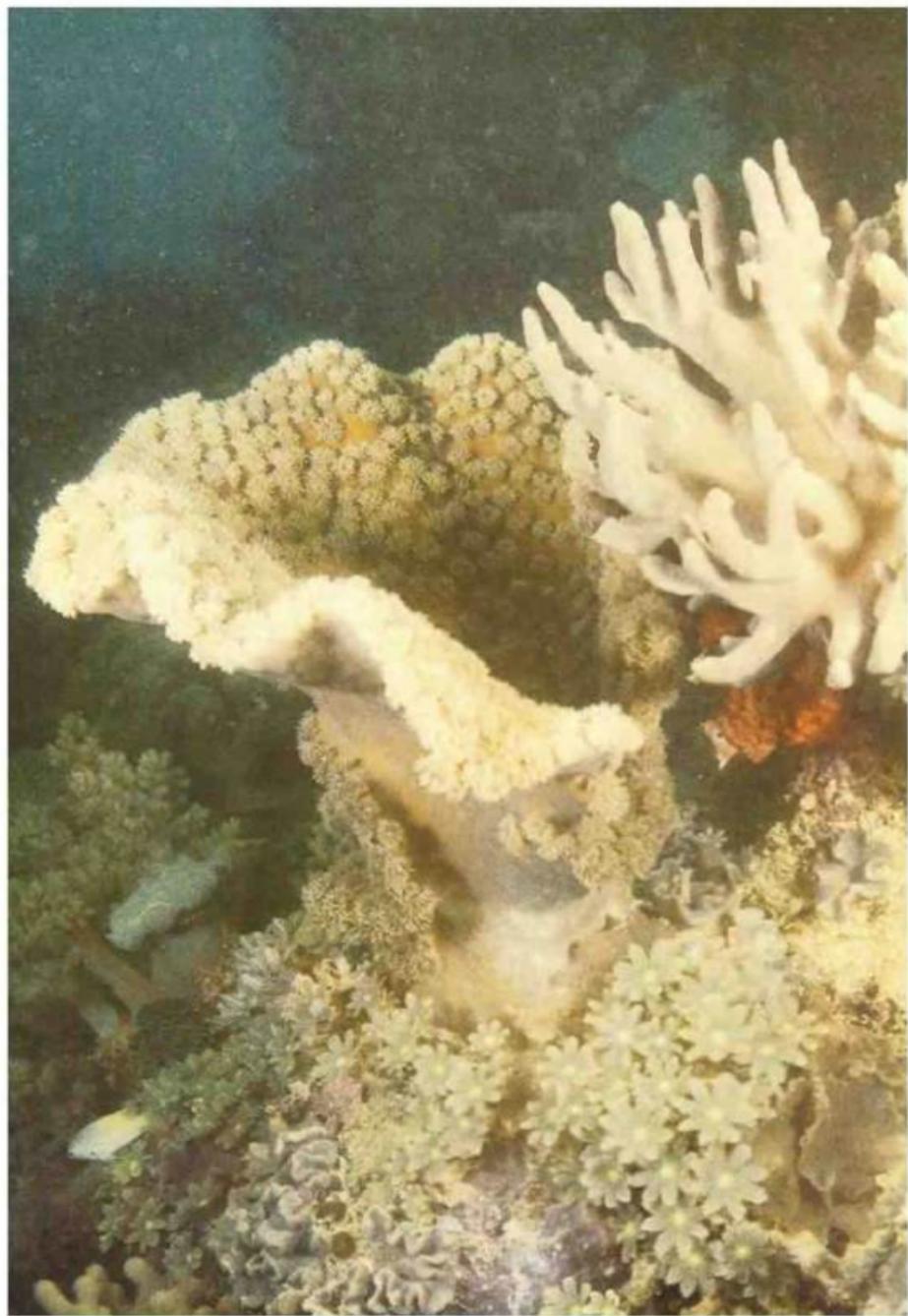
Скелет пронизан многочисленными параллельными каналами, несущими поперечные перегородки. Полипы сидят в неглубоких известковых чашечках. Всего один современный вид.

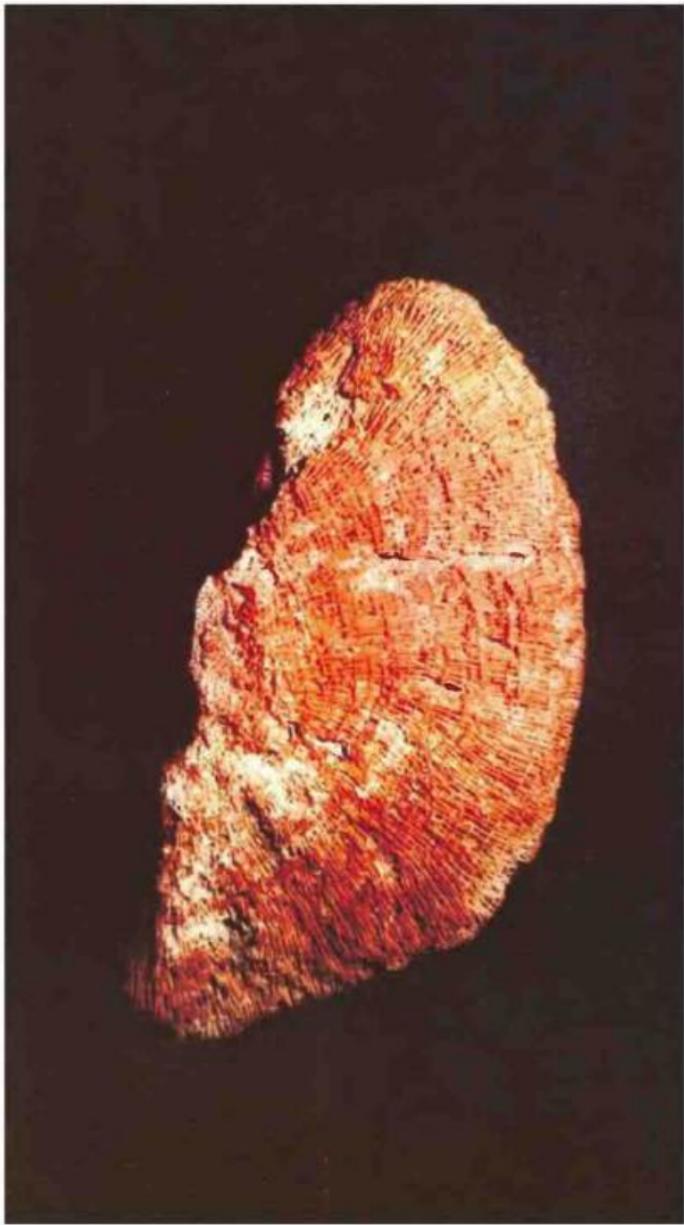
Семейство Солнечные кораллы *Helioporidae*

Голубой коралл *Heliopora coerulea*

Колонии стелющиеся, массивные или разветвленные — форма зависит от гидрологических особенностей места произрастания. На самых прибрежных участках рифа преобладают стелющиеся и массивные колонии. На глубине в несколько метров, где действие волн ослаблено, колония несет уплощенные с боков толстые вертикальные выросты. В спокойных лагунах, даже на небольшой глубине, колонии густо разветвлены и приобретают пористое строение благодаря обилию тесно сближенных тонких веточек с округлым поперечным сечением. Полипы мелкие, сидящие в неглубоких чашечках с 10—16 небольшими внутренними ребрышками (ложными септами). Скелет голубой или синий (кобальтового цвета). Живая колония снаружи буровато-серая или темно-коричневая, кончики ветвей беловатые или желтоватые. В местах, где мягкие ткани утончены, сквозь них просматривается скелет, придающий колонии голубоватый оттенок. Полипы грязно-белые.

64. Щитовидная турбинария *Turbinaria peltata*.
Coral *Turbinaria peltata*.





Голубой, или солнечный, коралл встречается на самых прогреваемых участках приэкваториальной зоны. Вблизи границ ареала коралловых рифов он, как правило, отсутствует. Может служить хорошим показателем температурного режима. (И. Т.)

Отряд Столониферы *Stolonifera*

Полипы выпοчковываются непосредственно на стелющимся пластинчатом основании колонии. Скелет известковый, состоящий из мелких телец (игл, или спикул). В отдельных случаях спикулы сливаются между собой, образуя в теле полипа скелетную трубочку, причем параллельные ряды таких трубок соединены между собой горизонтальными известковыми пластинками, также возникшими вследствие слияния спикул. Среди немногочисленных видов, входящих в состав этого отряда, только органчиков можно считать рифообразующими.

Семейство Органчики *Tubiporidae*

Красный органчик *Tubipora musica*

Колония в форме части сферы, состоящей из тесно сближенных тонких темно-красных известковых трубочек и таких же поперечных пластинок, с помощью которых трубочки прочно спаяны между собой. Все образование на сломе или с боковой стороны напоминает орган, откуда и название коралла.

Живая колония под водой имеет ярко-зеленую окраску благодаря зеленым полипам, сплошь покрывающим ее поверхность. При спаде воды (в условиях литорали) полипы вытягиваются внутрь трубочек, и тогда виден лишь темно-красный скелет.

Поселяются от нижнего горизонта литорали до глубины нескольких метров. Встречаются на рифах редко но иногда образуют обширные заросли и занимают ведущее место в биоценозе. (И. Т.)

Отряд Мягкие кораллы *Alcyonaria*

Мягкие кораллы, как показывает их название, лишены сплошного твердого скелета. Их скелетные образования имеют вид очень мелких известковых иголочек (спикул), рассеянных как в общем теле колонии, так и в отдельных полипах. У отдельных видов количество этих спикул настолько велико, что колония приобретает зна-

65. Красный органчик *Tubipora musica*.
Coral *Tubipora musica*.

чительную плотность. Полипы мягких кораллов погружены в общее тело колонии и связаны друг с другом через систему каналов. Кишечные полости первичных полипов тянутся от основания колонии до ее поверхности, где находится головка полипа со ртом и щупальцами. Кишечные полости молодых полипов также удлиненные.

Не все специалисты склонны причислять мягкие кораллы к рифообразующим. Так, Г. Дитлев (H. Ditlev, 1980) даже не упоминает их в своей книге «Рифообразующие кораллы Индо-Пацифики». Тем не менее именно в этой части Мирового океана мягкие кораллы всегда присутствуют на рифе. Подчас они занимают на нем довольно большие площади, и их роль, несомненно, гораздо значительнее, чем роль органчиков или голубых кораллов.

Как будет видно из дальнейшего (см. гл. 8), на определенных стадиях развития рифа ведущая роль в биоценозе принадлежит мягким кораллам. Нет никакого сомнения в том, что после отмирания мягких кораллов их многочисленные, хотя и мелкие известковые иглы остаются на рифе и, цементируясь, входят в состав рифовой платформы наряду с останками других организмов, обладающих известковым скелетом.

Семейство Альционииды *Alcyoniidae*

Пальчатая кладиелла *Cladiella digitata*

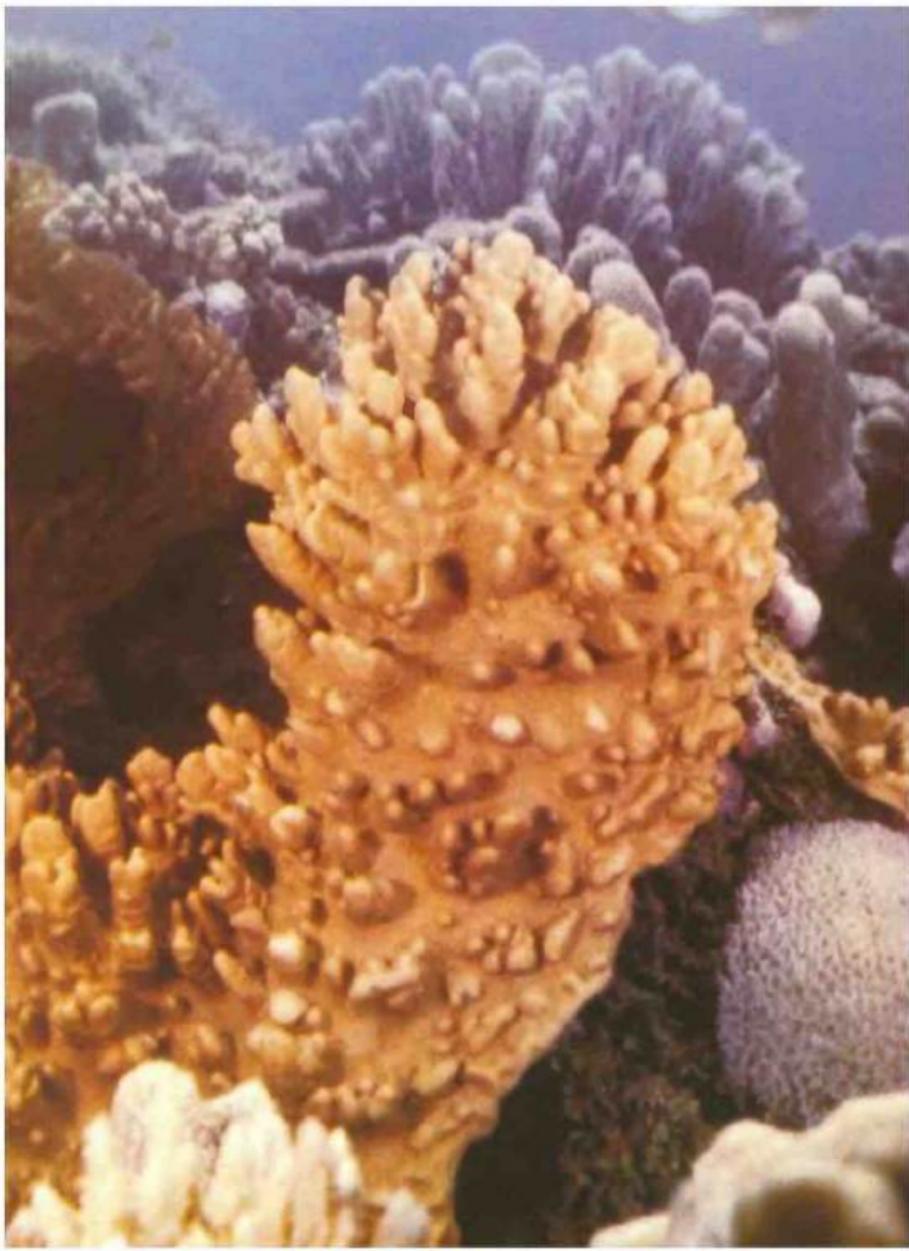
Колония стелется, как коврик, по твердому субстрату, обрастаю все его неровности. От широкой подошвы вверх поднимаются многочисленные короткие, обычно округлые на концах выросты. Поверхность колонии неровная, зернистая, полипы мелкие. Они густо усеивают выросты и могут втягиваться внутрь них. Цвет светло-серый.

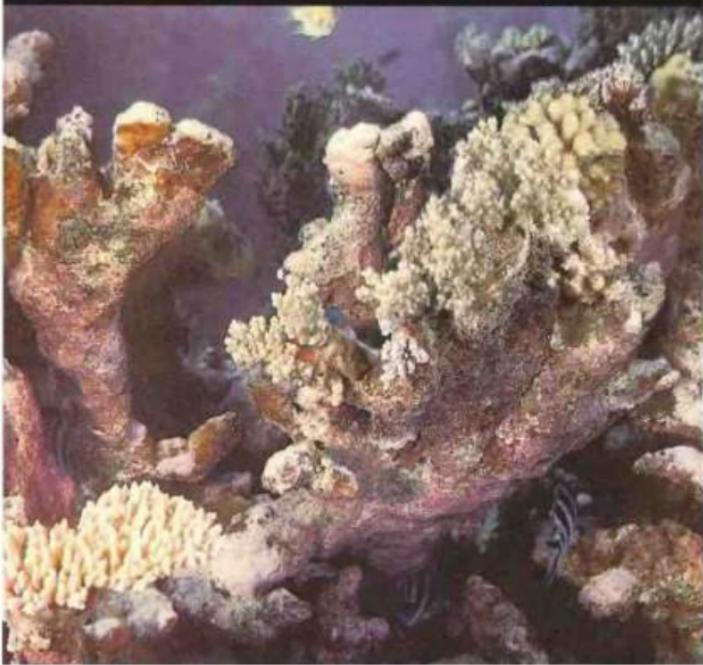
Несмотря на принадлежность к группе мягких кораллов, кладиелла образует достаточно плотное коркообразное покрытие известкового субстрата, сходное по упругости с твердой резиной. Поверхность колонии слизистая. Поселяется этот вид на прибрежных участках рифа, в том числе и в осушной зоне. Колония занимает площадь в несколько квадратных дециметров, но может разрастаться и до нескольких квадратных метров. (И. Т.)

Многопалая синулярия *Sinularia polydactyla*

Колония кустистая, с длинными, мясистыми, часто разветвленными выростами. Ее корковидное основание плотно обрастает не-

66. Пальчатая кладиелла *Cladiella digitata*.
Coral *Cladiella digitata*.





ровности субстрата и лишено полипов. Последние густо усеивают упругие эластичные пальчатые выросты и способны втягиваться внутрь них. Цвет колонии неяркий — коричневатый, зеленоватый или сиреневый. Синулярии поселяются на различных участках рифа, не избегая прибрежных мест, иногда их можно обнаружить в пределах нижнего горизонта приливо-отливной зоны. (И. Т.)

Сизо-зеленый саркофитон *Sarcophyton glaucum*

Колония по форме напоминает гриб с толстой ножкой и воронковидной шляпкой. Края шляпки обычно волнистые. Общая высота, а также диаметр шляпки крупных экземпляров достигают нескольких десятков сантиметров. Полипы мелкие, они имеются только на верхней стороне шляпки и по ее краям; способны втягиваться в ее толщу. Цвет колонии, как показывает название, сизо-зеленый, однако встречаются сероватые или сиреневые саркофитоны. Этот вид поселяется на слабо прибрежных участках рифа от верхнего горизонта сублиторали до глубины нескольких метров. Очень обычен на молодых развивающихся рифах. (И. Т.)

Отряд Роговые кораллы

Gorgonaria

Скелет роговых кораллов, как у большинства других представителей восьмилучевых, образован мелкими известковыми иглами, расположеннымными в общем теле колонии и в отдельных полипах. Однако, кроме этого, для многих роговых кораллов характерно наличие более плотного осевого скелета, проходящего через развернутые или пластинчатые прикрепительные выросты (ризоиды), ствол и ветви колонии. Этот осевой скелет образуется за счет плотно расположенных известковых игл, которые соединяются между собой органическим веществом, близким по составу к рогу (отсюда и название отряда). Благодаря сочетанию минерального и органического компонентов скелет многих роговых кораллов обладает достаточной прочностью и эластичностью.

Роговые кораллы типичны для коралловых рифов Атлантического океана. На рифах Индо-Пацифики они играют второстепенную роль. Лишь один вид представлен здесь достаточно широко и может рассматриваться в качестве рифообразующего — толстые обызвествленные основания его стволов благодаря характерному

67. Онухолевидный поролитон *Parolithon oncodes*.

Coral *Parolithon oncodes*.

68. Литотамнион *Lithotamnion spp.*

Coral *Lithotamnion spp.*

оранжево-красному цвету легко обнаружить в отмерших частях известковой платформы рифа.

Семейство Мелитейды *Melithaeidae*

Оранжевая мелита *Melithaea ochracea*

Колония древовидная, слегка уплощенная, с толстым стволом и ветвями и многочисленными тонкими ломкими концевыми веточками, которые нередко срастаются между собой. Цвет колонии оранжево-красный, концевые веточки золотисто-желтые. Может достигать в высоту метра и более. Толщина ствола в основании до 4—5 см.

Поселяется на глубине 5—10 м, где ослаблено действие прибоя. (И. Т.)

Семейство Горгонииды *Gorgoniidae*

Горгония *Gorgonia flabellum*

Колония в виде веера, состоящего из сплошного ситовидного переплетения ветвей (за что ее иногда так и называют — веер Венеры). Главный ствол в нижней части переходит в довольно толстую ножку, прочно укрепленную на известковой платформе рифа. Цвет оранжевый или кирпично-красный. Плоскость колонии ориентирована перпендикулярно основному направлению течений, что обеспечивает наилучшее облавливание движущихся водных масс. (А.)

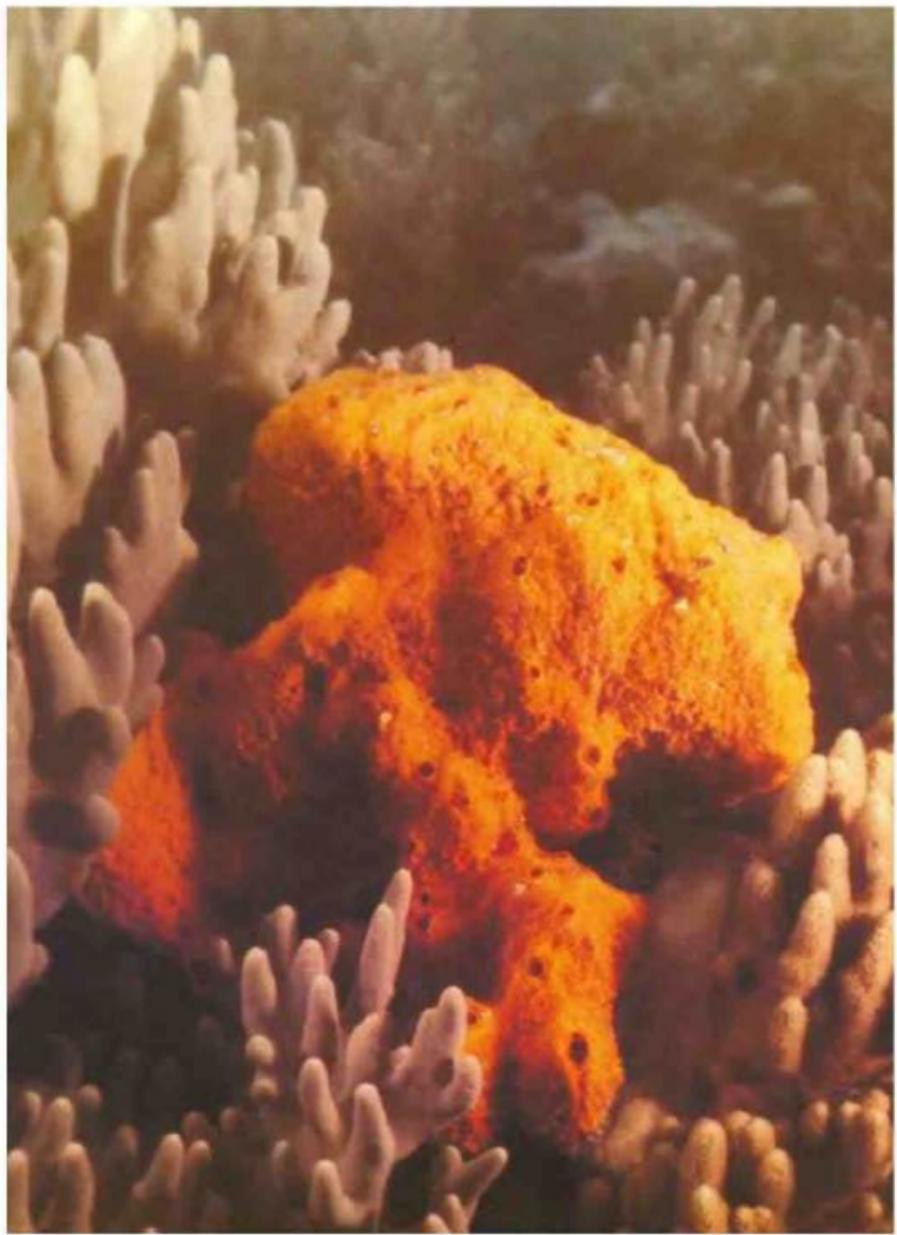
Класс Гидрозои *Hydrozoa*

Отряд Миллепориды *Milleporida**

Колониальные гидроидные полипы с хорошо развитым известковым скелетом. Вся поверхность колонии усеяна множеством точечных округлых отверстий. Через более крупные из них высываются кормящие полипы с венчиком булавовидных щупалец вокруг рта. Из отверстий меньшего диаметра наружу торчат безротые нитевидные защитные полипы, несущие несколько головчатых щупалец по всей длине своего тела. Половое размножение осуществляют мельчайшие (около 1 мм в диаметре) свободноплавающие медузы, которые выплываются на колонии, а затем отделяются от нее.

* Положение отрядов миллепориды и гидрокораллы в системе кницеподобных спорно. Некоторые специалисты считают, что эти группы входят на правах самостоятельных семейств в отряд *Athecaria*.

69. Многопалая синулярия *Sinularia polydactyla*.
Coral *Sinularia polydactyla*.



Все представители отряда вызывают при прикосновении к ним покраснение кожи, сопровождаемое болевыми ощущениями, или даже «кожоги». Типичные рифостроители, иногда образующие массовые поселения.

Семейство Жгучие кораллы *Milleporidae*

Уплощенная миллелпора *Millepora platyphylla*

Колонии стелющиеся по субстрату или вздымающиеся, подобно плоским листовидным образованиям; часто образуют широкие сотовидные ячейки. Поверхность гладкая. Цвет светло-желтый. На самых прибойных участках рифа образуются корковидные колонии, на более спокойных участках — вздымающиеся колонии. (И. Т.)

Изъязвленная миллелпора *Millepora exesa*

Стелющиеся и вертикально вздымающиеся колонии неправильной уплощенной формы. Поверхность несет многочисленные бугорки и углубления. Цвет темно-коричневый, края беловатые. Встречается на тех же участках рифа, что и уплощенная миллелпора. (И. Т.)

Нежная миллелпора *Millepora tenua*

Колонии густо разветвленные, с тонкими округлыми в поперечном сечении веточками. Концы их могут анастомозировать (срастаться) между собой. Цвет светло-желтый. Поселяется на участках, где не бывает сильного прибоя, в лагунах и на глубине нескольких метров. Весьма обычный, часто массовый вид. (И. Т.)

Разветвленная миллелпора *Millepora dichotoma*

Колония ветвится в одной плоскости, имеет уплощенные стволы и ветви. Последние обычно анастомозируют между собой. Цвет колонии желтовато-коричневый, концы ветвей светлые. Поселяется на склонах рифа, на участках, где не бывает сильного прибоя. (И. Т.)

Лосерогий миллелпора *Millepora alcicornis*

Колонии самой разнообразной формы — в зависимости от особенностей волнения и течений. В спокойных водах часто несут широкие уплощенные и слабо разветвленные выросты, напоминающие рога лося. (А.)

Отряд Гидрокораллы

Stylasterida

Колониальные гидроидные полипы с хорошо развитым известковым скелетом. Поверхность скелета несет мелкие отверстия звездчатой формы. Из центра отверстий наружу выступают кормящие полипы со ртом и венчиком нитевидных щупалец. Из наружных углов лучей высываются лишенные рта и щупалец защитные полипы. Медузоидное поколение редуцировано, утратило способность отрываться от колонии полипов. Недоразвитые медузы помещаются в особых полостях (ампулах) в толще скелета. На рифах встречается лишь один вид.

Семейство Стиластериды *Stylasteridae*

Фиолетовая двистихопора *Distichopora violacea*

Небольшие колонии, ветвящиеся в одной плоскости. Отверстия кормящих полипов сидят продольным рядом на боковых сторонах ствола и ветвей. С обеих сторон они сопровождаются рядами отверстий защитных полипов. Ампулы медузоидных особей заметны снаружи — они напоминают легкие вздутия на поверхности скелета. Цвет колонии темно-красный, пурпурный или фиолетовый. Поселяются на защищенных от волн участках рифа, часто на потолке в подводных пещерах и других полостях. (И. Т.)

Перечисленные выше колониальные кишечнополостные животные (за исключением грибовидных кораллов) еще при жизни составляют единое целое с монолитом рифа. Потому их и называют рифостроящими, или герматипными*. Последний термин был введен в науку венгерским зоологом Т. Боганом и американцем Дж. Уэллом (T. Vaughan and J. Wells, 1943). Кроме этих истинных рифостроителей, материал для постройки рифа поставляют также и многие другие представители царства животных, обладающие известковым скелетом. Их раковины, панцири и домики после смерти самого животного остаются на рифе и сливаются с ним благодаря процессу цементации, о котором будет сказано ниже.

На рифах Кубы среди других организмов, сопутствующих типичным рифостроителям, Нерейда Мартинес Эсталелла (Златарский и Эсталелла, 1980) обнаружила 24 вида простейших (одноклеточных), относящихся к морским раковинным корненожкам — фораминиферам. Чаще других в щелях и нишах рифа там встречаются прикрепленные гомотремы (*Homotremata vibrum*) и крупные, до 9 мм в длину, текстуронидесы (*Textularoides sp.*). Из фораминифер,

* Термин «герматипный» происходит от греческого слова «герма», что означает «каменный стояй» (обычно посыпался богу Гермесу), и латинского слова «типпус» — «старший».

обитающих на рифах Тихого океана, наиболее крупные (до 15 мм в диаметре) — дисковидные маргинопоры (*Marginopora vertebralis*). Раковинки этих крупных одноклеточных иногда встречаются в несметном количестве. На островах Тонга и Фиджи девушки носят ожерелья из таких раковинок.

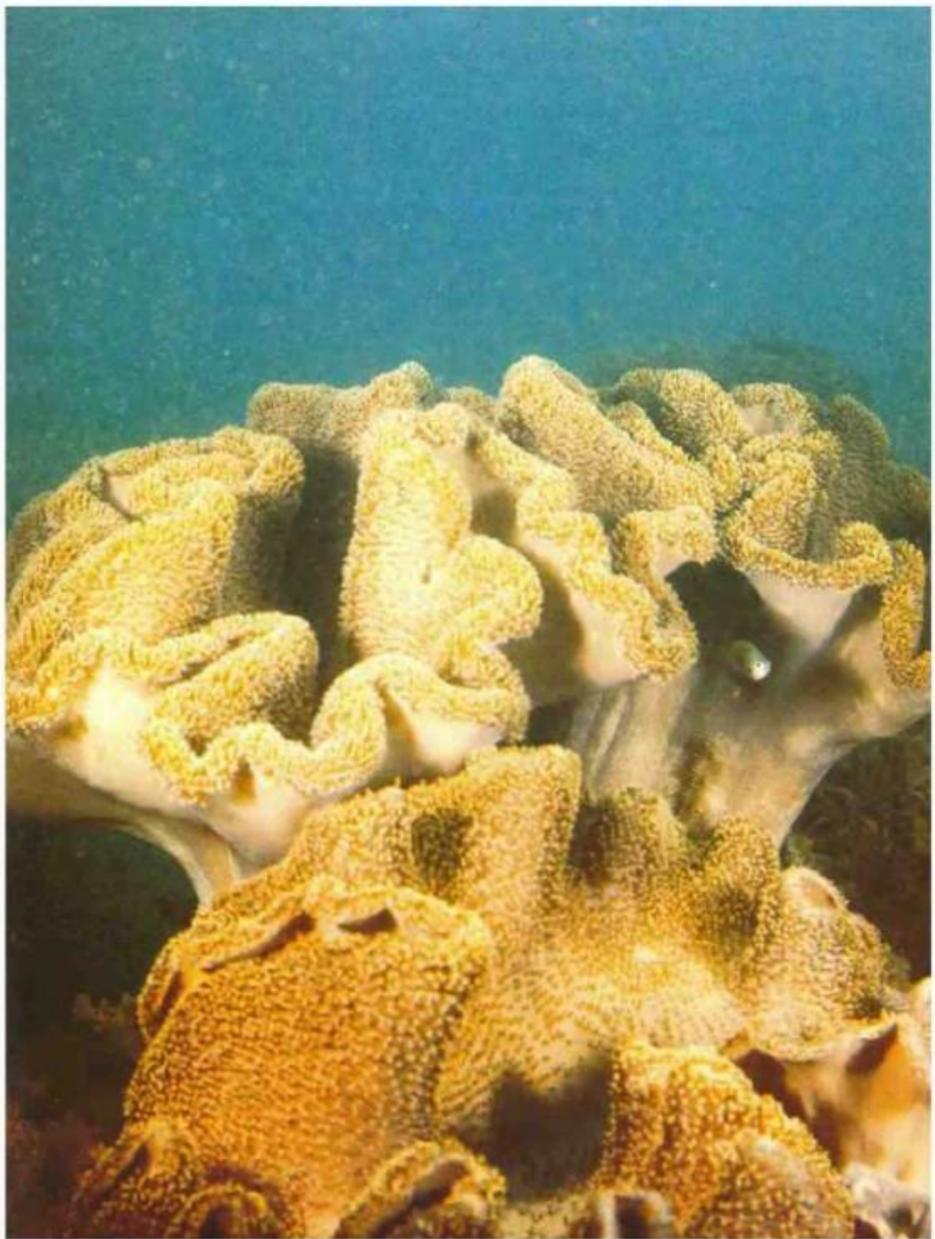
Строят известковые домики в форме извитых трубок и некоторые кольчатые черви. Наружу из трубочки высывается только головной конец животного с венчиком ярких жаберных лучей. На рифах Тихого и Индийского океанов чаще всего встречается гигантский спиробранхус (*Spirobranchus giganteus*) с красными жаберными луками.

Раковины многих рифовых моллюсков из классов брюхоногих (*Gastropoda*) и двустворчатых (*Bivalvia*) часто достигают значительной толщины. После смерти животного они также цементируются и включаются в известняковую основу рифа. Так, моллюск гигантская тридакна (*Tridacna gigas*) после смерти прибавляет к рифу 200 и более килограммов прочной извести. Благодаря своей многочисленности способствуют заметному наращиванию рифа и моллюски незначительных размеров.

Большое количество извести содержится в скелете некоторых представителей типа иглокожих, в первую очередь это относится к обитающим на рифах морским ежам и морским звездам. Так, крупный морской еж гетероцентротус (*Heterocentrotus*) снабжен двумя — тремя десятками мощных игл величиной с палец взрослого человека. В некоторых местах (нам приходилось наблюдать это на островах Тонга) обитает великое множество таких морских ежей. В лагуне на острове Эфате (Новые Гебриды) и на рифе у Порт-Морбии, столицы Папуа (Новая Гвинея), нами обнаружены гигантские скопления крупных (весом по 700—800 г) морских звезд шипастых протореастеров (*Protoreaster nodosus*). В среднем на каждом квадратном метре дна обитало по звезде. Если учесть, что более половины веса такой морской звезды приходится на ее известковый скелет, становится понятной та роль, которую играют эти иглокожие в извлечении из морской воды углекислого кальция и накоплении его на рифе.

Хотя простейшие, черви, моллюски, иглокожие и некоторые другие рифовые животные способствуют накоплению извести на рифе, их все же нельзя отнести к рифостроителям. Как было сказано выше, из животных эта роль принадлежит только кораллам, на втором месте в качестве герматипных организмов должны

70. Сине-зеленый саркофитон *Sarcophyton cyanescens*.
Coral *Sarcophyton cyanescens*.



быть поставлены некоторые известковые Красные и зеленые водоросли.

Отдел Красные водоросли, или багрянки, *Rhodophyta*

Класс Флоридеевые *Florideophyceae*

Порядок Криptonемиевые *Cryptonemiales*

Семейство Кораллиновые *Corallinaceae*

Представители семейства характеризуются большим разнообразием форм, но отличаются от всех других красных водорослей одной важной особенностью. Их тело (слоевище) настолько пропитано известью, что эти растения скорее можно принять за кораллы или камни. Только с помощью микроскопа на поверхности твердого известкового скелета кораллиновых удается обнаружить характерные признаки багрянок. В большинстве случаев рифообразующие представители семейства имеют вид гладкой, морщинистой или гранулированной корочки красного либо розового цвета. Обрастаю субстрат, они не имеют собственных правильных очертаний, а их величина зависит от возраста и наличия свободного пространства. Красные известковые водоросли заполняют все хорошо освещенные и интенсивно промываемые водой участки рифа, обрастаю всевозможные подводные предметы. Они цементируют, т. е. прочно соединяют между собой и с основой рифа, обломки кораллов, раковины и панцири отмерших животных и прочие твердые частицы, сливая их в монолит.

Опухлевидный поролитон *Porolithon onkodes*

Название дано в связи с особенностями роста. Это гладкие, как бы обтекающие субстрат и похожие на опухоль разрастания розового цвета. Толщина живой части слоевища не превышает 0,5—4 мм, под ней находятся отмерший скелет водоросли или цементированные ею предметы. Заполняет все свободные участки наиболее сильно освещенной поверхности рифа, в ряде случаев занимает даже большую площадь, чем кораллы. (И. Т.)

Толстокожий поролитон *Porolithon pachydermum*

Сходен с предыдущим видом, но отличается несколько большей толщиной живого слоя. (А.)

Водоросли рода поролитон придают структуре рифа большую прочность, защищая его поверхность от постоянного воздействия

прибоя. На рифах Атлантического океана они не получают такого развития, как в Тихом и Индийском океанах. По мнению западно-германского исследователя Шумахера (*H. Schuhmacher*, 1976), этим обстоятельством в значительной мере объясняется более слабое развитие атлантических коралловых построек.

Lithothamnion Lithothamnium spp.

Поверхность слоевища обычно неровная, гранулированная, цвет также розовый или красный. Разрастается на нижней стороне кораллов, особенно на их отмерших частях, нередко погребая под собой всю колонию. Систематика рода изучена плохо, даже специалисты с трудом различают отдельные виды. (А. И. Т.)

**Отдел Зеленые водоросли
*Chlorophyta***

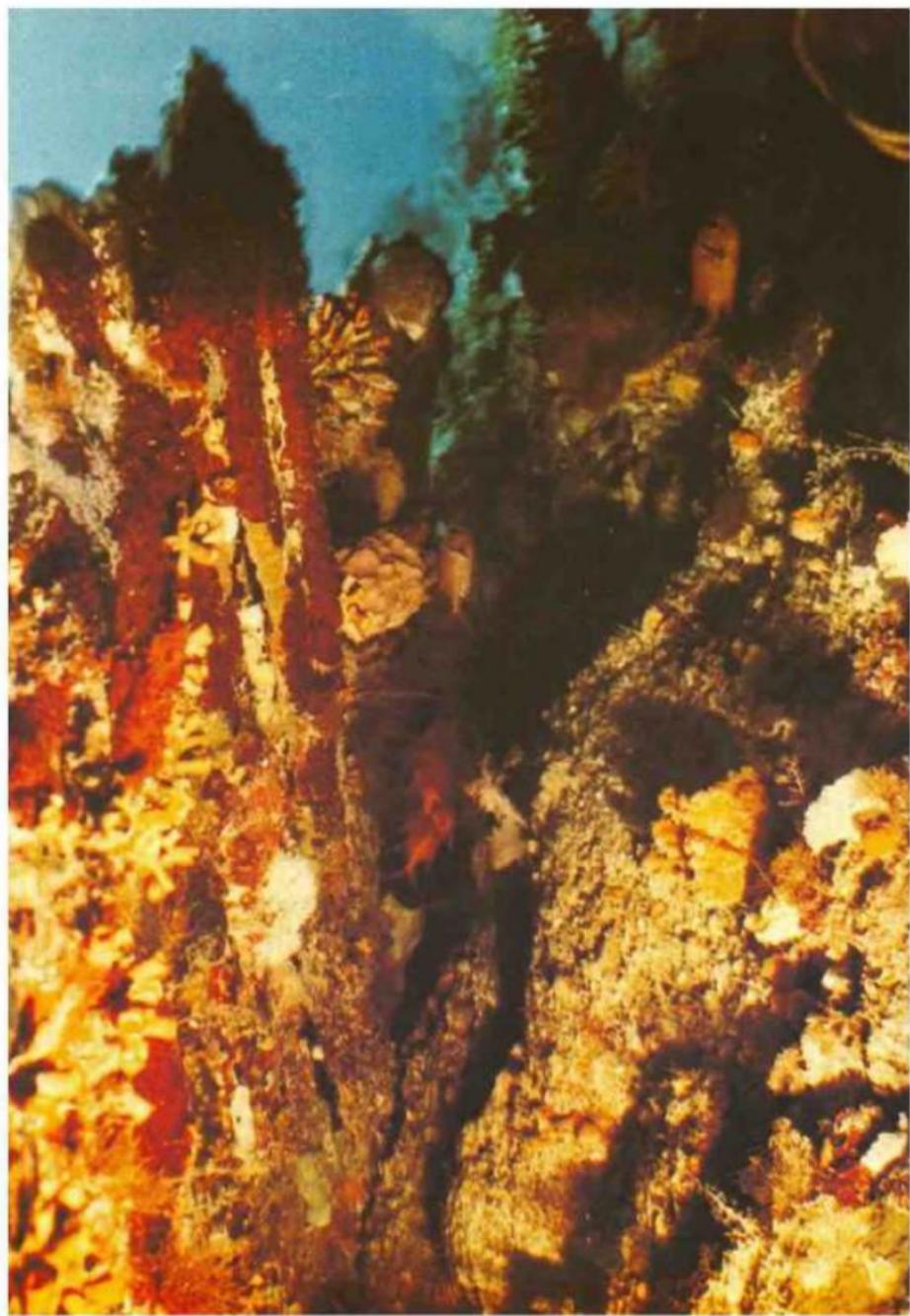
Класс Сифоновые *Siphonophyceae*

**Порядок Сифоновые
*Siphonales***

Семейство Каулерповые *Caulerpaceae*

Халичеда-опунция *Halimeda opuntia*

Водоросль имеет вид зеленоватого густо разветвленного кустика высотой 3—10 см. Она состоит как бы из цепочек круглых известковых дисков, подвижно сочлененных между собой своими боковыми сторонами, чем несколько напоминает широко известный кактус опунцию. Растет почти на каждом рифе, предпочитая защищенные от волнения участки. В лагунах некоторых атоллов образует многометровые геологические напластования. (А. И. Т.)



2. ГЕОГРАФИЯ РИФОВ

При взгляде на карту Мирового океана, на которую нанесены места развития коралловых рифов, легко заметить одну закономерность — все они приурочены к тропической зоне. Однако в пределах этой зоны рифы имеются далеко не повсюду. Так, коралловых рифов совершенно нет в открытых частях Атлантического океана, между тем как Тихий океан буквально усеян ими; имеются рифы и посреди Индийского океана. Вдоль восточного побережья Африки коралловые рифы отмечены во многих местах, а на западном берегу этого материка нет ни одного рифа. Начисто лишено коралловых рифов также и западное побережье Южной Америки. В Индийском и Тихом океанах коралловые сообщества явно тяготеют к приэкваториальной части, и их число постепенно падает к северу и к югу. На атлантическом побережье обоих американских континентов дело обстоит как раз наоборот — в приэкваториальной части нет ни одного рифа, зато они развиваются к северу и к югу от нее. Более того, в нескольких точках Мирового океана коралловые рифы отмечены за пределами тропической зоны. Так, они имеются вокруг Бермудских островов, лежащих далеко к северу от тропика Рака. В южном полушарии почти на таком же расстоянии от тропика Козерога находятся рифы острова Лорд-Хау. Совершенно очевидно, что на распределение коралловых рифов оказывают существенное влияние конкретные условия, складывающиеся в различных частях Мирового океана.

Чтобы возник и развился настоящий коралловый биоценоз, требуется сочетание целого ряда таких условий. Все рифостроительные кораллы крайне требовательны к температуре, солености, освещенности и ряду других абиогенных факторов среды. К тому же они отличаются высокой степенью конформности, т. е. не способны выносить сколько-нибудь значительных отклонений от оптимальных для них показателей.*

* По-видимому, это относится и к герматинным

71. На колониях кораллов поселяются красные известковые водоросли.
Red calcareous algae spread on coral colonies.

Температурный режим играет крайне важную роль в развитии коралловых рифов и оказывает существенное влияние на их распространение. Все герматипные кораллы теплолюбивы. Самая низкая температура, при которой они способны существовать, равна 18 °С, ко половое размножение в этих условиях становится уже невозможным, а вегетативное размножение (выпоковывание новых полипов) и рост крайне замедляются. При опускании температуры воды ниже 18 °С рифообразующие кораллы погибают. Так как возникновение новых колоний возможно только в результате оседания плавающих личинок (плаунул), развивающихся из оплодотворенных яиц, распространение всех коралловых рифов практически ограничено теми районами океана, где температура воды никогда не опускается ниже 20,5 °С. По-видимому, 20,5 °С соответствуют нижнему температурному пределу, при котором еще возможны процессы овогенеза и сперматогенеза, т. е. развития половых продуктов у герматипных кораллов.

Верхний предел температуры для кораллов несколько превышает 30 °С. Температура воды у поверхности в приэкваториальных районах может достигать 28—30 °С, причем именно в этом регионе коралловые рифы отличаются наибольшим разнообразием форм и густотой их разрастаний. При дневных отливах в ваннах, лагунах и других обмелевших участках со слабым водообменом (или его временным отсутствием) температура воды поднимается еще на 2—5 °С. Однако в этих частях рифа наблюдается обеднение качественного и количественного состава герматипных кораллов. Тем не менее некоторые их виды способны вынести непродолжительное пребывание на осушке. В таком случае они подвергаются не только действию прямых солнечных лучей, приводящему к дополнительному перегреву, но и известному обезвоживанию тканей в результате испарения части воды. При этом, конечно, затрудняется и процесс их дыхания. Трудно указать, какой именно из перечисленных факторов оказывает свое лимитирующее воздействие, но так или иначе на осушке способно обитать лишь несколько наиболее стойких видов, часть которых имеет выраженные морфологические приспособления для противодействия высыханию.* Встречающиеся на осушной зоне массивные кораллы желтый порит, фавитес и другие хотя и относятся к разным семействам, но обладают одной общей особенностью: их полипы могут

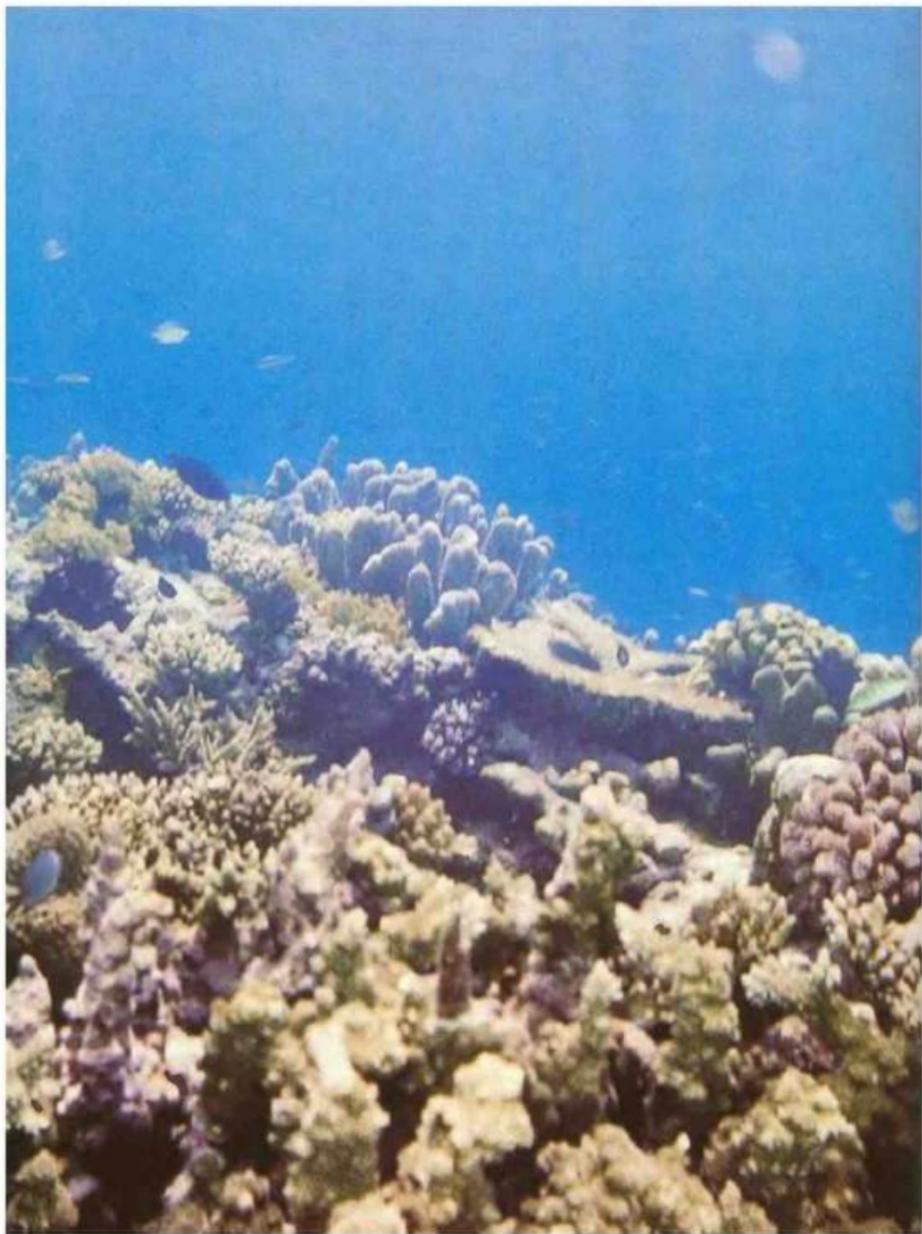
водоросли, но специальных исследований по выносимости рифовых водорослей не проводилось.

* Следует не относится к кораллам, расположенным выше нуля глубин, но находящимся на внешнем гребне рифа, так как в этом случае в период низкой воды они непрерывно очищаются волнами кака.

72. На крутом рифе кораллы располагаются ярусами.

On a steep reef, corals arrange in several tiers.





глубоко втягиваются внутрь колонии и потому хорошо переносят непродолжительное обсыхание.

Несколько необычно приспособились переносить период обсыхания турбинарии. Колония турбинарий, поселившаяся на литорали, приобретает форму глубокого бокала или чаши. Все полипы такой колонии обращены внутрь полости, в которой при отливе сохраняется вода. Турбинарии того же вида, поселяясь на сублиторали, т. е. там, где им не грозит обсыхание, имеют плоскую лепешковидную или даже несколько выпуклую форму (Наумов, 1959).

Годовые колебания температуры воды у поверхности в тропической зоне океана очень незначительны. В приэкваториальной части они составляют всего 1—2 °С, а на широте тропиков не превышают 6 °С. С глубиной температура воды здесь падает примерно на 1 °С через каждые 25 м.* Следовательно, на глубине 75 м она лишь на 3 °С ниже, чем у поверхности. Отсюда можно сделать вывод, что нижняя граница вертикального распределения герматипных кораллов (50—75 м) обусловлена не температурными пока-зателями.

Таким образом, рифообразующие организмы в пределах всего их ареала находятся в стабильных температурных условиях.

Все герматипные кораллы и водоросли относятся к типичным обитателям моря и предъявляют высокие требования к солености воды.

Средняя соленость вод на поверхности всего Мирового океана составляет 34,73 %. Если же исключить полярные области, которые отличаются пониженной соленостью, то в остальной части океана средняя соленость окажется равной 34,87 %. В тропической зоне между 25° с. ш. и 25° ю. ш. соленость вод еще выше — она составляет 35,18 % (Степанов, 1974). Правда, в течение года соленость меняется, хотя и незначительно.

Казалось бы, можно считать, что герматипные организмы на большей части своего ареала обитают в водах, соленость которых в течение всего года составляет около 35 %, однако на деле это далеко не так. Много коралловых рифов расположено в непосредственной близости от материков и крупных островов, сток с которых способствует распреснению морской воды, омывающей береговую линию. Конечно, постоянное и значительное снижение солености имеет место только вблизи устьев крупных рек, но и временные ручьи, несущие в море пресную воду после обильных дождей,

* В других широтных зонах Мирового океана, а также на глубинах выше 200 м температура воды изменяется иначе, но к обсуждаемой проблеме это не имеет отношения.

73. На пологом склоне кораллы образуют единую платформу.

On a gentle slope, corals form a single whole.

тоже должны приниматься во внимание. Кроме того, поверхность слоя вод океана, даже в открытых частях, подвержен прямому воздействию осадков, на короткое время несколько снижающих его соленость. Количество этих осадков в разных районах тропической зоны далеко не одинаково, что отчетливо сказывается на характере рифов.

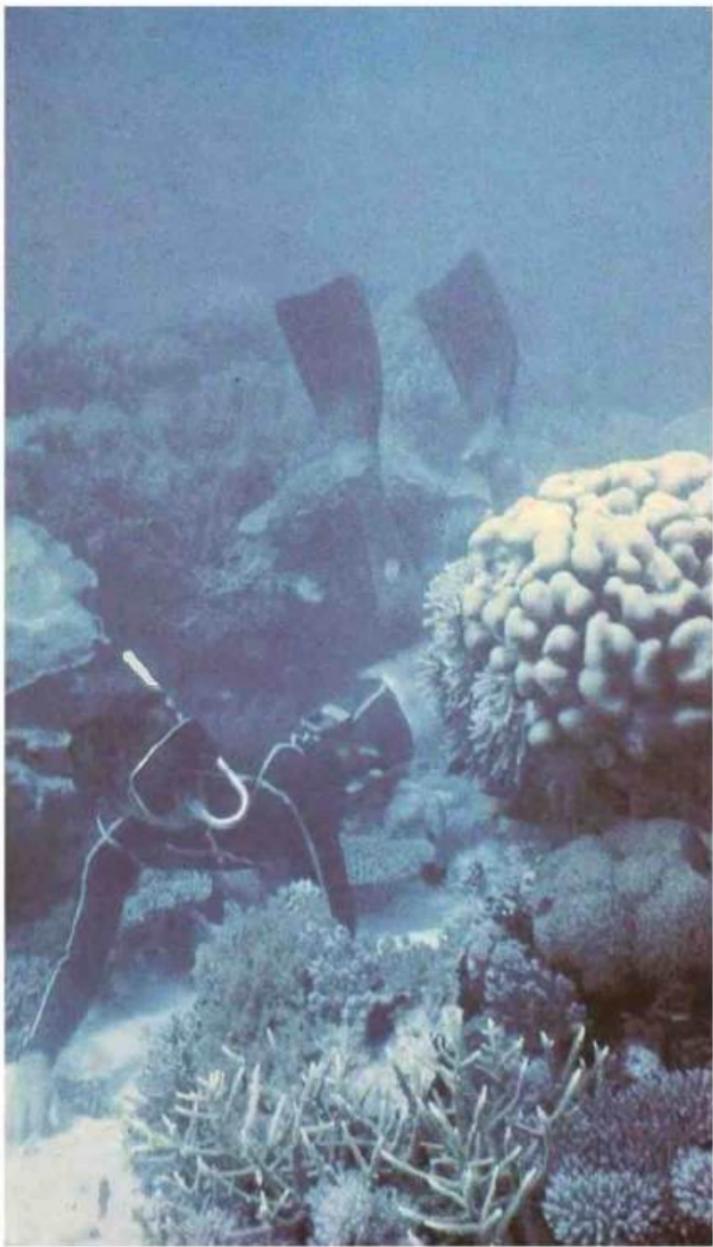
По-видимому, нижний предел солености, при котором возможна нормальное развитие герматипных организмов, составляет 30—31 %. Наибольшее их обилие и разнообразие форм отмечается в маленьких внутренних морях между островами Зондского и Филиппинского архипелагов (Целебесском, Яванском, Банда, Бали, Флорес, Сулу) и в Южно-Китайском море, т. е. как раз в районах тропической зоны океана с наименьшей соленостью (местами она равна 31—32 %). Вместе с тем весьма богата кораллами и южная часть Красного моря, отличающаяся повышенной соленостью (до 40 %).

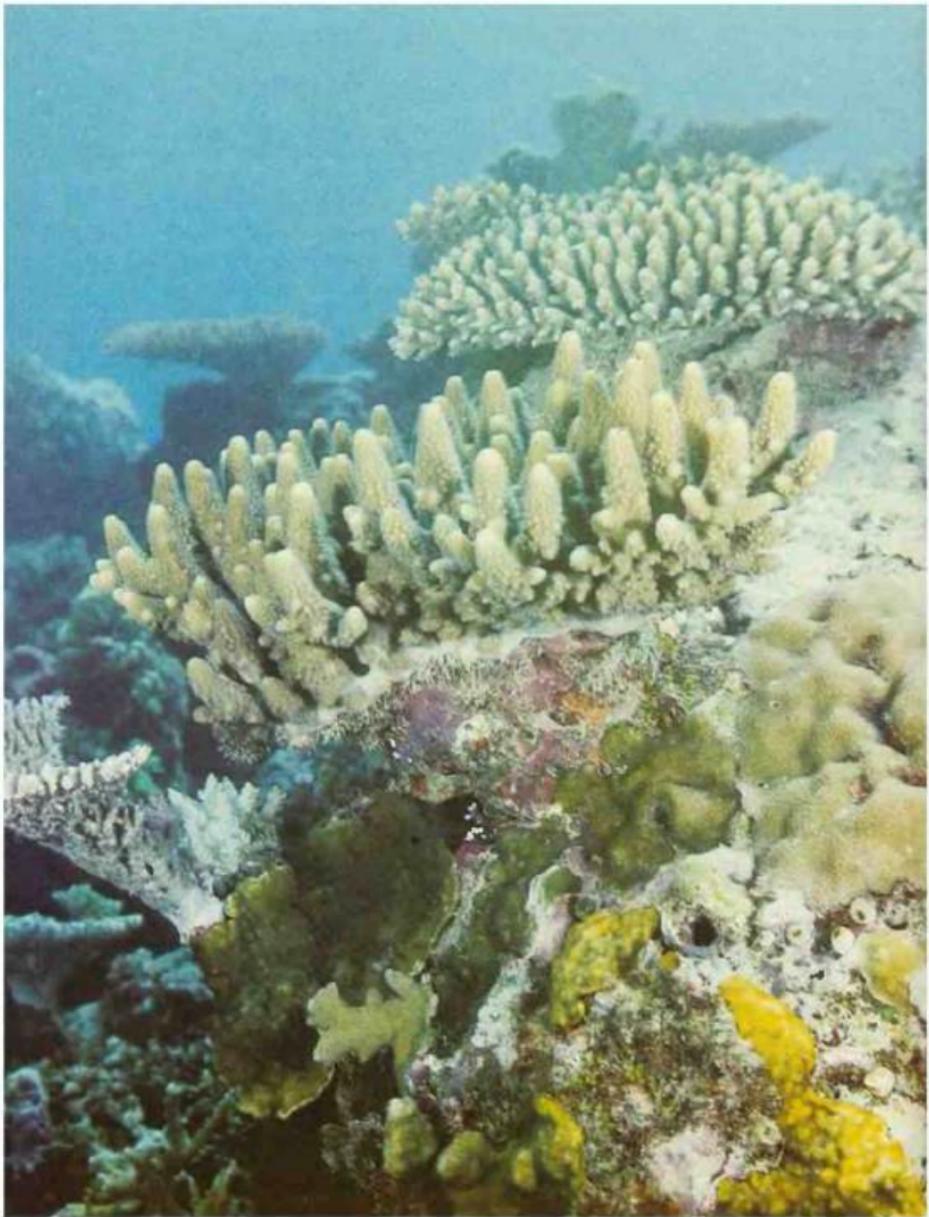
Хотя общий спектр солености, пригодный для жизни рифообразующих организмов, достаточно широк, это не значит, что любой риф может переносить ее колебания в столь значительных пределах. Каждое рифовое сообщество в течение многих поколений приспособливается к конкретным местным условиям. Всякое, даже незначительное (на 2—3 %) и кратковременное изменение солености, особенно ее понижение, действует на коралловый риф губительно. Известно немало случаев уничтожения рифов дождями. В тех прибрежных районах океана, где сказывается распределяющее влияние речного стока, рифообразующие кораллы вообще не поселяются.

Подавляющее большинство рифообразующих организмов нуждается в солнечном свете, который необходим не только фотосинтезирующему водорослям, но и кораллам. Сложные физиологические и биохимические процессы, обеспечивающие извлечение из морской воды известия и образование из нее скелета, у герматипных кораллов наиболее успешно идут на свету, так как тоже связаны с фотосинтезом. Роль фотосинтезирующих органов в этом случае принимают на себя одноклеточные симбиотические водоросли симбиодинум, которые всегда присутствуют в тканях герматипных кораллов и ряда других рифовых животных, обладающих мощным известковым скелетом. О сложной системе взаимоотношений между этими симбиотическими организмами, принадлежащими к двум разным царствам органического мира, будет сказано в своем месте

74. Глубже 15—25 м кораллы уже не образуют сплошного покрова.

Below the depth of 15—25 m, there is no more a continuous cover of corals.





(см. гл. 7). Здесь же речь пойдет лишь о зависимости распределения герматипных организмов от освещенности.

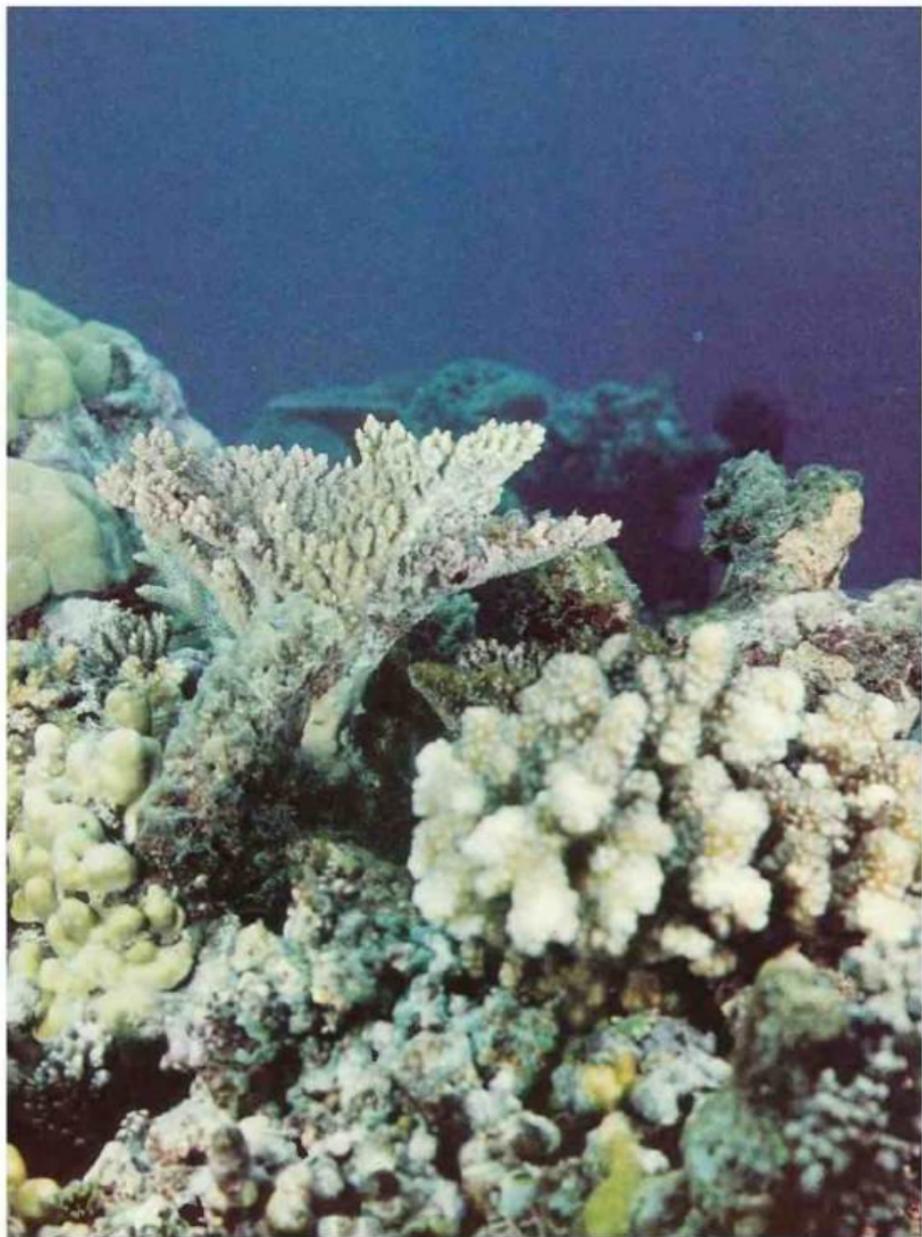
В общем на всей акватории, занятой коралловыми рифами, условия освещенности благоприятны. Продолжительность дня в силу географических особенностей тропической зоны в течение года почти не меняется. День здесь равен ночи, сумерки предельно коротки.

Свободному доступу солнечных лучей способствуют и метеорологические условия. Приэкваториальный район отличается чрезвычайно ясной погодой, в среднем здесь бывает в течение года менее 35 облачных дней. Во всей тропической зоне число пасмурных дней за год обычно не превышает 70. Только к северу от Австралии, вокруг Новой Гвинеи, в районе островов Самоа, Фиджи и Тонга количество солнечных и облачных дней примерно одинаково. У азиатского побережья, вблизи северной границы ареала коралловых рифов (острова Хайнань, Тайвань, Рюкю), пасмурная погода даже несколько преобладает над солнечной. Тем не менее во всей тропической зоне суммарная солнечная радиация почти повсеместно составляет не менее 140 килокалорий на 1 см² в год, а в ряде районов увеличивается до 160—180 килокалорий. Для сравнения укажем, что суммарная солнечная радиация в средней полосе нашей страны (в пояссе широт от Ленинграда до Киева) равна всего 80—100 килокалориям.

Освещенность оказывает заметное влияние на размещение герматипных организмов. И водоросли, и кораллы располагаются таким образом, чтобы на них непременно попадал прямой солнечный свет. В тропиках, где большую часть дня солнце стоит очень высоко и посыпает свои лучи почти отвесно к поверхности моря, перемещение светила по небосводу почти не влияет на перемещение тени. И одни участки в течение всего светлого времени хорошо освещены, зато другие практически постоянно лишены прямого солнечного света и все время оказываются затененными. Правда, в воде свет рассеивается гораздо сильнее, чем на суще, но кораллы, по-видимому, нуждаются в прямых лучах солнца, вследствие чего на затененных участках рифа их поселения значительно разрежены. Именно поэтому колонии почти никогда не располагаются друг над другом, подобно книжным полкам, а расстилаются на горизонтальной поверхности рифа или распределяются ступеньками по его склону. Хотя на большинстве рифов имеются многочисленные, почти не освещенные внутренние полости, гроты и тоннели, но их

75. На верхнем краю прибойной полосы кораллы разнообразнее.

At the top of the surf zone, corals are more variegated.



стенки сложены скелетами уже отмерших кораллов и служат местом разрастания тех видов, которые не участвуют в процессе фотосинтеза и потому не составляют основу рифа. Таковы небольшие ярко-красные колонии тубастры и фиолетовые гидрокораллы дистихопора, в тканях которых отсутствуют симбиотические водоросли.

Океанская вода удивительно прозрачна, но и она служит препятствием для солнечных лучей. Уже на глубине около 200 м света поступает настолько мало, что фотосинтез там практически прекращается, и герматипные организмы нигде не опускаются выше 80 м.⁷⁶

Так как освещенность с глубиной падает очень быстро, наибольшее разнообразие форм герматипных кораллов и самая высокая плотность их поселений наблюдаются до глубины 15—25 м. Ниже этого уровня начинается спад видового разнообразия и в сообществах появляются значительные «проплешины». Таким образом, в пределах ареала рифообразующих кораллов их вертикальное распределение лимитирует не температура воды и не соленость, а степень освещенности. Герматипные водоросли, которым требуется особенно много света, занимают на рифе самый верхний этаж.

Рифообразующие кораллы весьма чувствительны к содержанию в воде растворенного кислорода. Растворимость газов в теплой воде тропической зоны в полтора-два раза ниже, чем их растворимость в полярных областях. Так, содержание кислорода в воде приэкваториальных широт Мирового океана равно 4,5—5 мл/л, а в пределах всей тропической зоны эта величина не превышает 6 мл/л, в то время как в воде полярных областей океана кислорода растворено до 8 мл/л. К тому же, поскольку в водах тропической зоны фитопланктон развит недостаточно, обогащения поверхностных слоев за счет фотосинтеза здесь почти не происходит. Тем не менее обитатели открытых частей тропического океана кислородного голода не испытывают, так как жизнь здесь обеднена и потребителей кислорода сравнительно немного.

Совершенно иначе обстоит дело на рифе. Вследствие высокой концентрации организмов, в первую очредь самих рифостроющих кораллов, воды, омывающие риф, быстро теряют значительную часть растворенного кислорода и насыщаются углекислотой и дру-

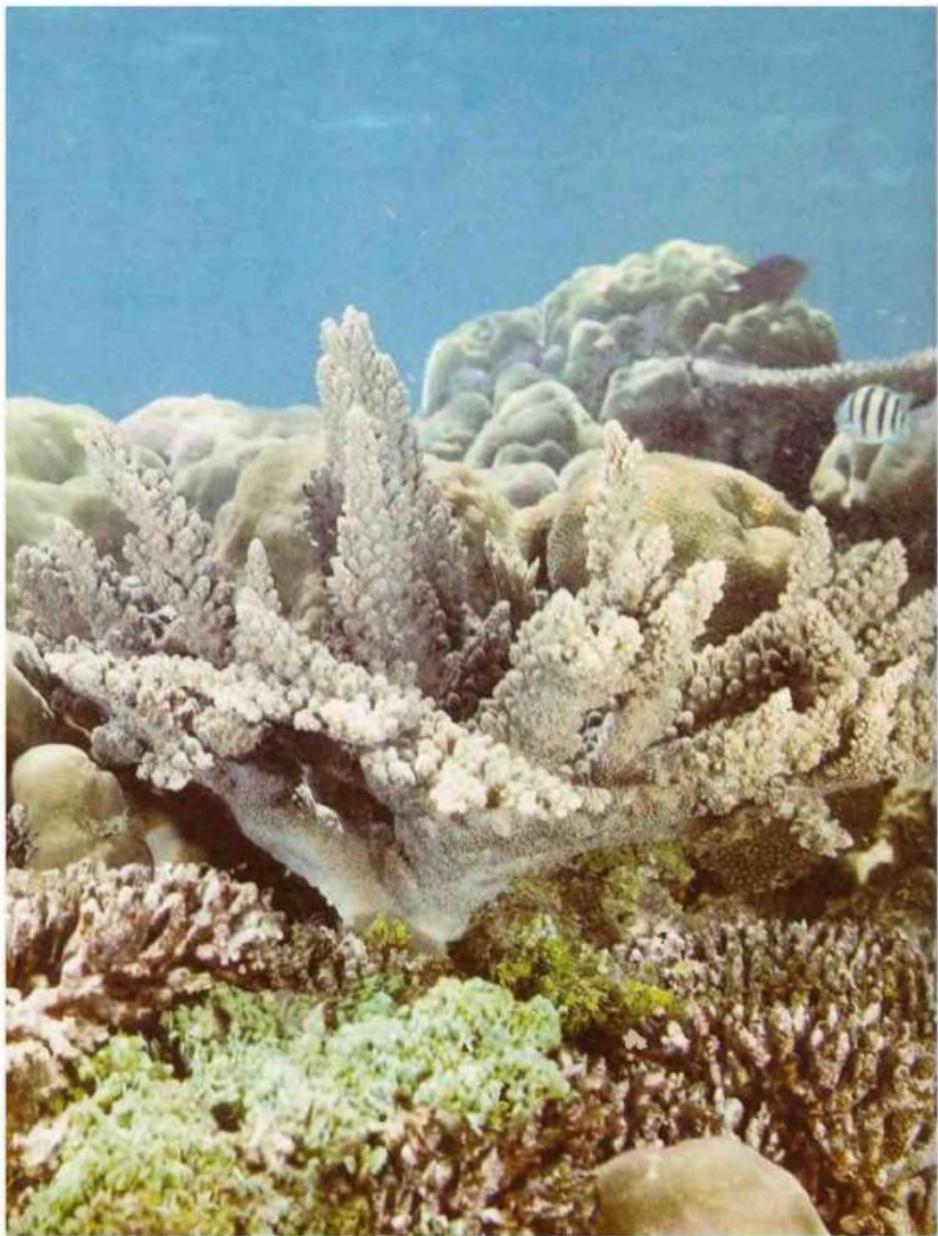
76. Здесь тоже не бывает сильного наката.

Here the uprush is also not strong.

77. Легководолазы приступают к сбору образцов кораллов.

Skin divers set about sampling the corals. ▶





гими продуктами метаболизма. Особенно остро кислородное голодаание ощущается в лагунах и на других участках с ослабленным водообменом. В таких местах и разнообразие видового состава, и размеры колоний кораллов, и густота их поселения заметно ниже, чем на внешнем краю рифа. Все исследователи коралловых рифов отмечают наиболее мощное развитие герматипных кораллов на верхнем краю прибойной стороны, на так называемом гребне. Здесь, несмотря на беспрерывный накат, а точнее, именно благодаря ему, создаются наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности кораллов. Постоянное поступление свежей чистой воды, до предела насыщенной кислородом и несущей питательные вещества и планктон, обеспечивает как дыхание, так и питание множества крошечных полипов, которые протягивают свои шупальца на встречу живительному потоку. Конечно, волны прибоя представляют собой грозную разрушительную силу, но рифостроящие организмы прекрасно приспособлены к сопротивлению их напору. Внешний край прибойного рифа напоминает гигантский кипящий и пенящийся котел, но именно здесь наиболее интенсивно идут процессы увеличения биомассы и наращивания известковой основы всей коралловой постройки.

Немалое значение в формировании коралловых поселений имеет характер субстрата. Большинство видов рифообразующих кораллов поселяется исключительно на твердой, неподвижной основе, будь то скала или известняковая платформа, образованная в результате жизнедеятельности предшествующих поколений рифостроителей. Правда, непосредственные выходы скал на морское побережье в тропической зоне почти неизвестны, так как все они давно покрылись мощными напластованиями известняка. На отдельных камнях или известняковых глыбах, даже очень крупных, кораллы не развиваются: незыблемость субстрата имеет для них первостепенное значение.

В большинстве руководств по зоологии и во многих специальных работах, посвященных биологии рифообразующих кораллов, указывается, что они не выносят заиления. До известной степени это положение справедливо. Те виды кораллов, которые разрастаются на гребне рифа и вообще в местах с достаточно сильной турбулентностью воды, действительно не встречаются на заиленных участках. И если по каким-либо причинам структура рифа изменяется и на прибойной части начинает сказываться заиление, кораллы здесь обречены на гибель. Мы имели возможность подтвер-

78. В зоне прибоя располагаются массивные колонии.

Massive colonies occupy the surf zone.

дить это обстоятельство, наблюдая множество случаев гибели целых участков рифа или отдельных колоний в результате оседания на них частиц ила. Вместе с тем известно довольно большое число видов рифообразующих кораллов, которые вполне успешно развиваются и живут в лагунах с илистым дном. Почти каждый прибрежный береговой (окаймляющий) риф имеет между гребнем и берегом участки с относительно заиленной поверхностью дна. Здесь развивается своя, особая фауна кораллов. На рыхлом илистом субстрате часто можно видеть крупные особи грибовидных кораллов. Эти плоские (округлые, овальные или удлиненные) кораллы свободно лежат на поверхности ила ротовой стороной вверх. Нередко они имеют вид перевернутой вверх дном тонкостенной чаши. Широкое основание грибовидного коралла препятствует его погружению в жидкий ил. Попадание частиц ила на верхнюю сторону полипа, где расположены ротовое отверстие и множество щупалец для грибовидных кораллов тоже далеко не безразлично. Нередко можно обнаружить особи с потемневшими и уже начавшими разрушаться отмершими участками полипа.

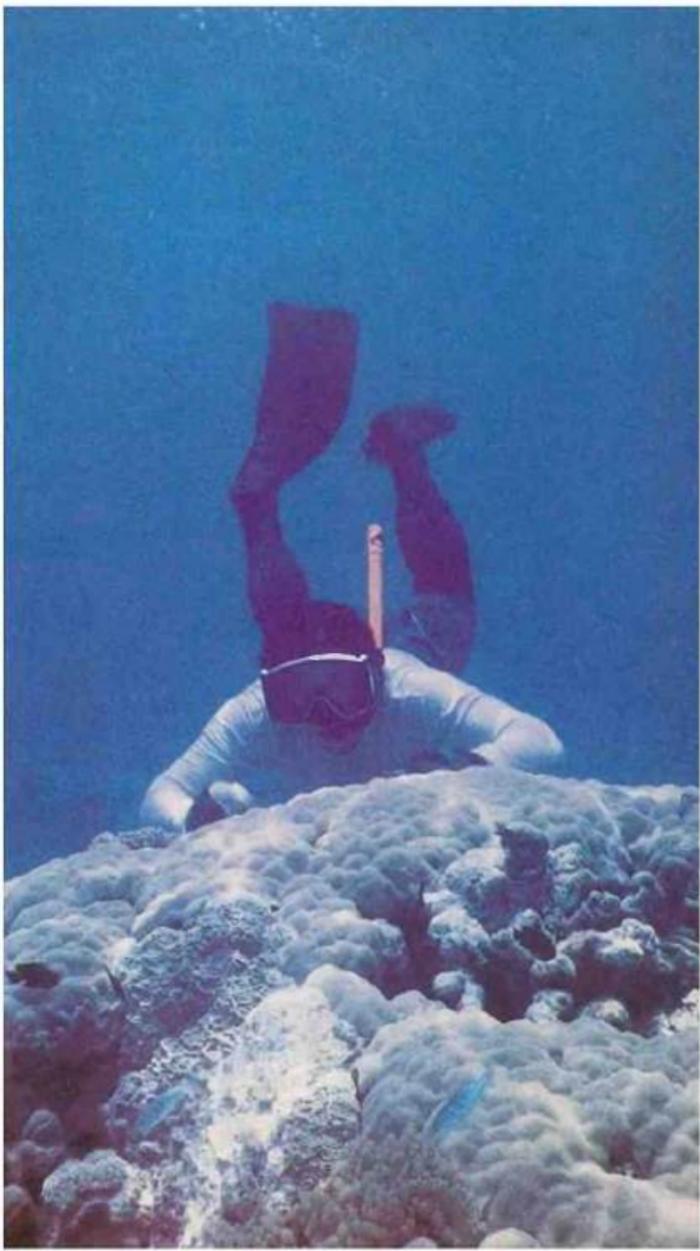
С обитанием на илистых грунтах связана и примечательная особенность вегетативного размножения грибовидных кораллов, о которой уже было сказано в гл. I.

Ряд форм ветвистых кораллов (акропора Куелча, псаммокора, черноватый порит и др.) при поселении в заиленных лагунах, где нет твердого субстрата, запускает глубоко в ил корневидные выросты, прочнодерживающие колонию в зыбком грунте. Подобные коралловые поселения были нами впервые обнаружены на острове Хайнань (Наумов, 1959; Наумов, Янь Кин-сун и Хуан Мин-сянь, 1960), а позднее также и на некоторых рифах Океании (Наумов, 1972, 1976). Недавно рифы на илистых грунтах были детально обследованы на Кубе (Златарский и Эсталелла, 1980).

Это может показаться парадоксальным, но илистый грунт избирается кораллами в качестве субстрата именно вследствие его незыблемости. Действительно, ил в лагунах оседает там, где течение ослаблено, а волнение отсутствует. В противном случае оседание частиц ила не произойдет. Очевидно, медленное накопление ила не препятствует росту и развитию отдельных поколений кораллов. На песчаных же грунтах, столь широко представленных в тропической зоне, кораллы не образуют поселений, здесь нет даже отдельных колоний. Причина этого совершенно очевидна: пески подвижны. Они постоянно перемещиваются волнами и течением. Вода над

79. Там, где нет иваки, растут мелкие и хрупкие колонии.
Where is no uprush is the habitat of small fragile corals.





песчаным пляжем неизмеримо прозрачнее, чем вода в заклениной лагуне, и богаче насыщена кислородом, но кораллы все же предпочитают мутную воду и опасность попадания ила на нежные ткани полипов зыбкому и неверному, хотя и стерильно чистому коралловому песку.

Как видно из сказанного, температура, соленость, освещенность, насыщенность воды кислородом и характер грунта оказывают непосредственное воздействие на рифообразующие кораллы. Отклонение хотя бы одного из этих абиотических факторов среды от оптимальной для кораллов величины вызывает угнетение последних, а если эти величины переходят через допустимый порог, это приводит кораллы к гибели или ограничивает их распространение. Другие факторы (глубина, прозрачность воды и ее турбулентность) сами по себе оказывают на кораллы менее значительное воздействие, но от них в известной степени могут изменяться показатели факторов первой группы. В этом случае имеет место опосредованное воздействие. Внешне оно зачастую выглядит как прямая зависимость, за которую нередко и принимается. Так, обычно считают, что рифообразующие кораллы ограничены в своем вертикальном распределении глубиной около 50 м. На самом деле, как это было показано выше, фактически ограничение вызывается не гидростатическим давлением, а уменьшением с глубиной освещенности.

Теперь, после ознакомления с воздействием на рифостроителей условий окружающей среды, легко объяснить причины неравномерного распределения коралловых рифов в пределах тропической зоны. Понятными становятся и некоторые исключения из общего правила.

Как явствует из сказанного выше, распространение коралловых рифов в Мировом океане зависит в первую очередь не от географической широты местности, а от температуры воды. При этом конфигурация северных и южных границ ареала непосредственно связана с прохождением струй холодных и теплых поверхностных течений. В южном полушарии холодные воды устремляются в низкие широты вдоль западных берегов Южной Америки (Перуанское течение), Африки (Бенгельское течение) и Австралии (Западно-Австралийское течение). Благодаря этому изотерма 20,5 °С, а вместе с ней и южная граница ареала коралловых рифов здесь несколько отклоняются на север. Правда, Западно-Австралийское течение значительно слабее Перуанского и Бенгельского, его влияние мало

80. У основания риф-рока нередко можно видеть массивные колонии.

At the reef-rock base, massive colonies can often be seen.

сказывается на распространении коралловых биоценозов в южном направлении.

Аналогичная картина наблюдается и в северном полушарии. Вдоль северо-западных берегов Африки в направлении от Гибралтара к тропику Рака проходит холодное Канарское течение, которое смешает изотерму 20,5 °С далеко к югу. Вследствие непрерывного притока холодных вод с севера и юга на африканском побережье Атлантического океана создаются крайне неблагоприятные для кораллов температурные условия, и рифы здесь вообще отсутствуют. Значительно сокращен их ареал и обеднена фауна рифообразующих кораллов и вдоль восточных берегов Тихого океана. На Галапagosских островах, расположенных у самого экватора, найдены представители всего трех родов герматипных кораллов, но рифов они там не образуют.

Вся северная часть Индийского океана расположена в тропической зоне, и холодные течения в ней вообще не возникают.

Вдоль восточных берегов материков к северу и к югу от экватора движутся струи теплых течений, способствуя смещению границ ареала коралловых рифов в более высокие широты. Благодаря теплому течению Куросио коралловые рифы не только окружают остров Тайвань, пересекаемый тропиком Рака, но и распространяются далее на север вдоль всей островной дуги Нансей (Рюкю). Северная группа этих островов лежит уже за пределами изотермы 20,5 °С, но и здесь, казалось бы, вопреки всему сказанному о минимальных для кораллов показателях температуры, развиты коралловые биоценозы, которые вполне подходят под определение рифов. Еще более удалены от изотермы 20,5 °С коралловые рифы Мидлтон, Элизабет и те, которые окружают остров Лорд-Хау. На первый взгляд, это кажется противоестественным, но парадокс объясняется довольно просто. К этим рифам подходит струя теплого поверхностного Восточно-Австралийского течения, несущая с собой миллионы планктонных личинок кораллов и других животных кораллового биоценоза, — оно обогащается ими на рифах Новой Кaledонии. Достигнув рифов Мидлтон, Элизабет или острова Лорд-Хау, часть личинок оседает на отмели, и начинается их метаморфоз, в результате которого на удаленном от тропиков маленьком острове и развился коралловый биоценоз. По-видимому, многим из этих тропических кораллов, крабов, иглокожих, моллюсков и рыб постоянно низкая температура воды не позволяет достичь половозрелости и дать потомство, но риф от этого не бед-

81. Там же попадаются и шаровидные колонии.

Ball-shaped colonies also occur here.





неет, так как на нем постоянно оседают все новые и новые личинки, зародившиеся далеко от Лорд-Хау на процветающих коралловых рифах тропической Океании.

Чечто аналогичное можно видеть и в Атлантике. Так, по данным В. Златарского и Н. Эсталеллы (1980), наличие рифов на Бермудских островах объясняется влиянием теплого Гольфстрима. Фауна кораллов у Бермудских островов значительно обеднена — здесь обитает всего 1/3 от общего числа видов в Карибском регионе.

Совершенно очевидно, что распространение коралловых рифов зависит также от солености. Выше уже было сказано, что коралловые сообщества не могут развиваться вблизи устьев крупных рек и вообще в местах с низкой соленостью. Наиболее ярким примером служит атлантическое побережье Южной Америки. Величайшая река мира Амазонка, которая собирает пресную воду со значительной части материка, извергает ее в океан точно на экваторе. Температурный режим здесь весьма благоприятен для развития герматипных организмов, но распроснение поверхностных вод стоком Амазонки настолько значительно, что на всем побережье от острова Тринидад до мыса Кабу-Бранку, т. е. на протяжении около 3750 км, нет ни единого рифа.

По своему характеру, по составу рифообразующих организмов и сопутствующей фауне коралловые рифы Атлантического океана резко отличаются от рифов Индийского и Тихого океанов. В то же время по всем этим признакам между рифами двух последних бассейнов имеется чрезвычайно много общего. Указанное обстоятельство побудило специалистов выделить в пределах единой тропической зоны Мирового океана две зоогеографические области — Атлантическую и Indo-Пацифическую. Причем первая из них почти во всем признакам уступает второй. Если в Indo-Пацифической области насчитывается около 500 видов мадрепоровых рифообразующих кораллов, относящихся к 80 родам, то в Атлантической известен всего лишь 51 вид и 31 род.* В. Златарский (1980) насчитывает для обеих областей 9 общих родов и 4 общих вида. Следует учесть, что некоторые из перечисленных им мадрепоровых кораллов нельзя отнести к типичным рифостроителям. Таковы одиночные карко-

* Данные о видах и числе родов кораллов Атлантического океана приведены по последней сводке В. Златарского (1980), который провел тщательную ревизию всей фауны и значительно число таксонов сместил в синонимы. Г. Шучахер (H. Schuhmacher, 1976) приводит несколько боль-

82. Грибовидные кораллы *Fungia spp.* свободно лежат на рыхлых и иллистых грунтах.
On loose substrates and silt, the corals *Fungia spp.* lie free.

83. В тихих лагунах растут целые леса из густо разветвленных кораллов.
In quiet lagoons, there is a real forest of the densely-branched corals. ▶



филлия (*Caryophyllia*), лишенные симбиотических водорослей тубастрея (*Tubastraea*) и обитающие среди зарослей морских трав кладокора (*Cladocora*). Таким образом, остается всего 6 общих родов герматипных кораллов — акропора (*Acropora*), мадракис (*Madracis*), фавия (*Favia*), монтастрея (*Montastraea*), поритес (*Porites*) и сидерастрея (*Siderastrea*) и всего один общий для обеих областей вид — лучистая сидерастрея (*Siderastrea radians*).*

Главную массу видов рифообразующих кораллов Индо-Пацифической области составляют представители рода акропора, их здесь около 50. В Атлантическом океане этот род представлен всего 3 видами. Вторым по числу видов считается род поритес. В Индо-Пацифической области насчитывается не менее 10 видов этого рода, в Атлантической — в пять раз меньше. Крупные одиночные рифообразующие грибовидные кораллы в Атлантическом океане вообще отсутствуют, а в Индо-Пацифической области известно свыше 10 их видов.

В Индо-Пацифической области второе по значению место на рифах принадлежит мягким восьмилучевым кораллам, виды другого отряда восьмилучевых — роговые кораллы здесь относительно немногочисленны. На коралловых рифах Атлантической области наблюдается обратное соотношение. Там второе место в коралловом биоценозе прочно удерживают именно роговые кораллы, тогда как мягкие кораллы встречаются лишь спорадически. В Индо-Пацифической области известны рифы с преобладанием восьмилучевых кораллов — органчиков, в Атлантической области их вообще нет. На большинстве рифов Тихого и Индийского океанов огромную работу по цементации поверхности коралловых построек выполняют корковые известковые водоросли, рифы Атлантики относительно бедны ими.

Чтобы дополнить картину различия, приведем также данные по общему количеству коралловых рыбок и моллюсков. На рифах Индийского и Тихого океанов в общей сложности обитает около 2200 видов коралловых рыбок, на атлантических рифах — всего лишь 600.

К рифовым сообществам Индийского и Тихого океанов приурочено около 5000 видов моллюсков, в Атлантическом океане их насчитывается около 1200.

Общее количество видов организмов, связанных с биоценозами коралловых рифов в Тихом и Индийском океанах, приближается к 125 тысячам, в Атлантической области их в пять раз меньше.

шее число видов (84) и родов (35).

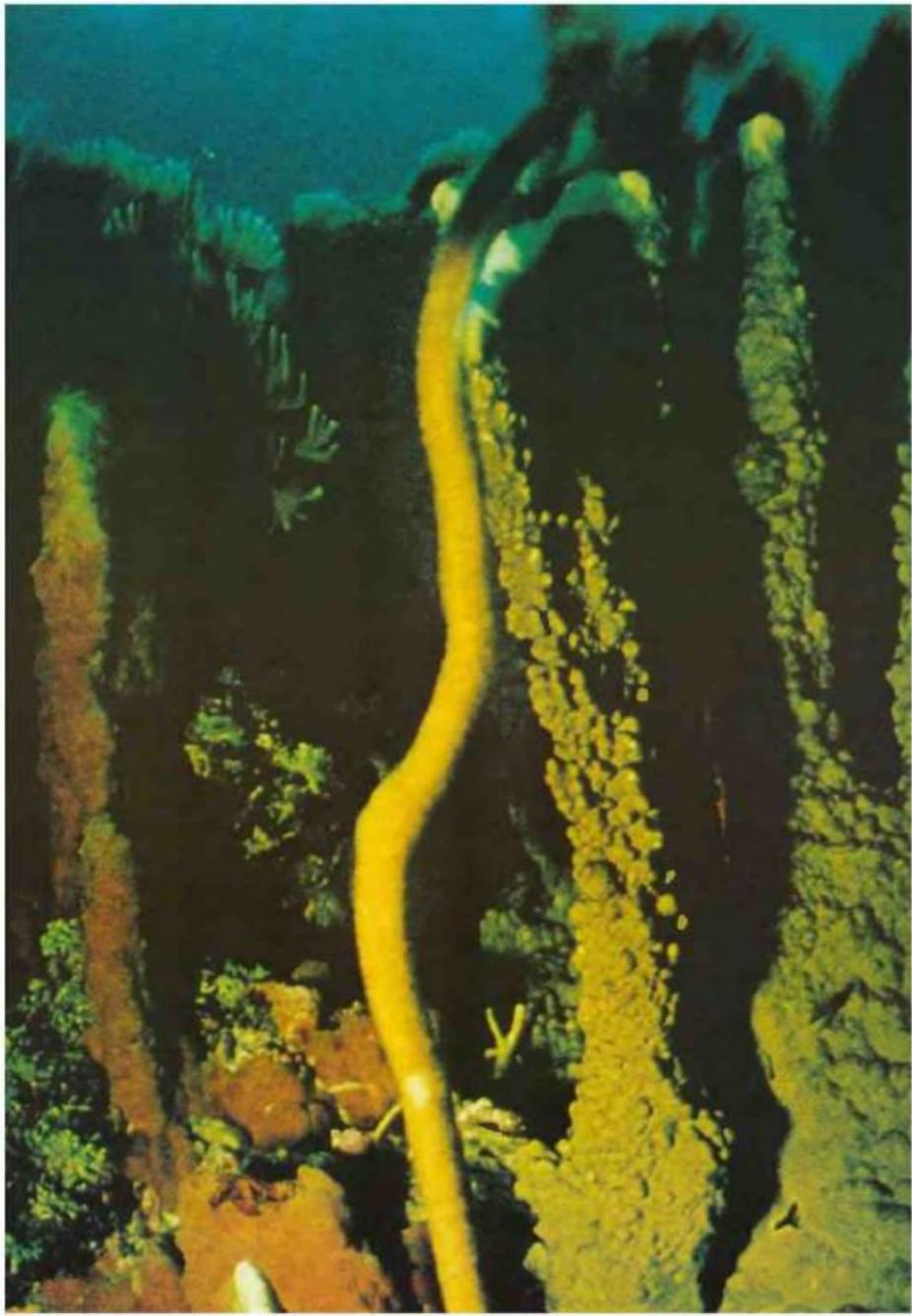
* Этот единственный «космополитический» вид широко представлен только на рифах Атлантического океана, тогда как за пределами этой зоогеографической области он отмечен лишь для Красного моря и Мадагаскара, причем встречается там довольно редко. Не исключено, что критикальным анализе морфологии атлантические и индо-пацифические сидерастреи окажутся относящимися к разным видам.

Индо-Пацифическая и Атлантическая области отличаются друг от друга также и по характеру коралловых построек. В Индийском и Тихом океанах, кроме несметного числа береговых рифов и коралловых отмелей (банок), насчитывается свыше 30 барьерных рифов, в том числе величайший в мире Большой Барьерный риф Австралии, и около 300 атоллов — кольцеобразных островов кораллового происхождения. В Атлантическом океане общее число коралловых рифов значительно меньше. Здесь имеются только два небольших барьерных рифа (оба в Карибском море) и два атолла — Олд-Провиденс (в Карибском море) и Хогти (к северу от Кубы).

Наиболее разнообразие видового состава основных рифостроителей наблюдается в треугольнике между Филиппинскими островами, полуостровом Малакка и западной оконечностью Новой Гвинеи. По-видимому, этот район следует считать центром возникновения и развития многих групп мадрепоровых кораллов. Отсюда они распространились и на запад в сторону Индийского океана, и на восток — в Тихий океан. По мере удаления от центра развития число видов и родов мадрепоровых кораллов уменьшается. Такое обеднение фауны (не связанное с влиянием абиотических факторов среды) особенно отчетливо прослеживается в восточном направлении. Если у берегов Малаккского полуострова обнаружены представители 56 родов мадрепоровых кораллов, а в Целебесском море 54, то на Фиджи их насчитывается 46, на Самоа 41, на Таити 26, в архипелаге Туамоту 18, а у берегов Панамы лишь 6.

Второй центр развития мадрепоровых кораллов находится в Красном море, где насчитывают 47 их родов.

Центр развития герматипных кораллов в бассейне Атлантического океана, как это было убедительно показано В. Златарским (1980), находится в Карибском море и Мексиканском заливе.



3. РИФЫ И КОРАЛЛОВЫЕ ОСТРОВА

Выше уже говорилось, что коралловые биоценозы весьма широко представлены в тропической зоне Мирового океана. Они развиваются от литорали до глубины 50—80 м как вблизи берегов, так и в открытых водах. Естественно, что на этой колоссальной акватопии показатели абиотических факторов среды (температура, солнечность, рельеф дна, характер грунта, турбулентность водных масс и т. п.) представлены в самых разных сочетаниях, чем обуславливается большое разнообразие рифовых построек.

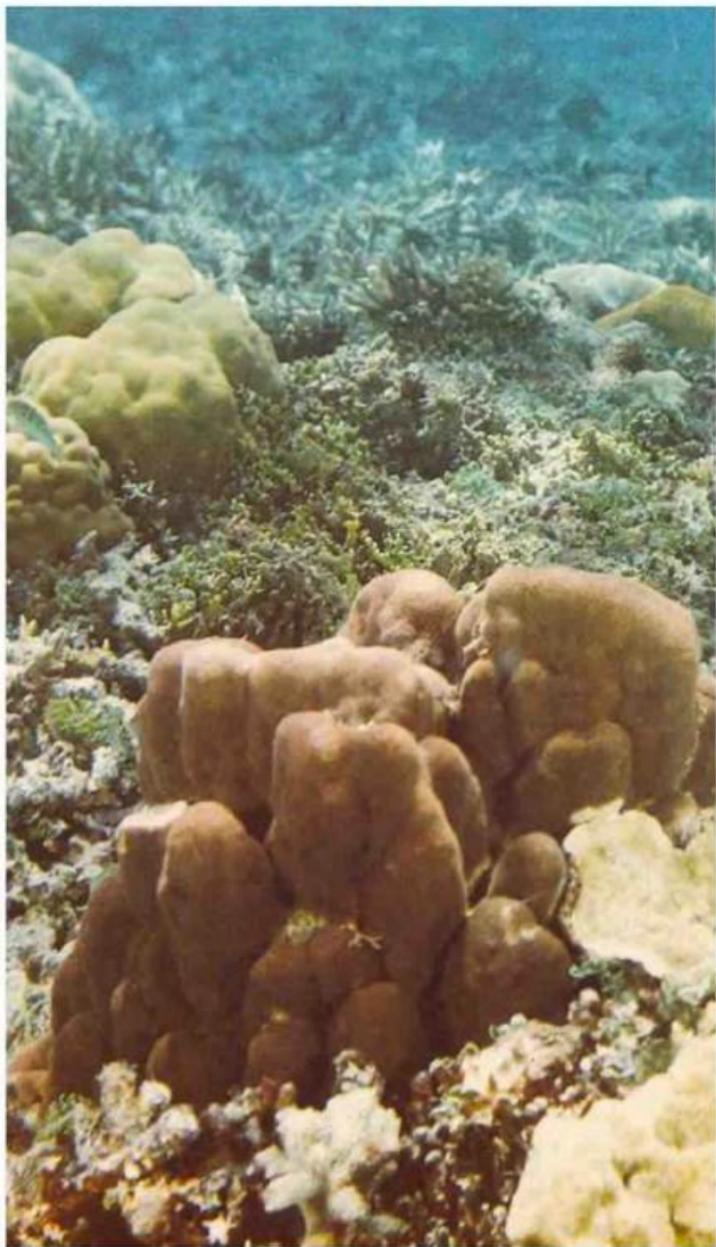
Эта особенность рифов сразу же бросается в глаза не только тем, кто специально занят их изучением, но даже и случайным наблюдателям. Действительно, можно с уверенностью сказать, что двух совершенно идентичных коралловых рифов не существует, так как каждый из них обладает какими-либо индивидуальными чертами.

Первым, кто обратил внимание на разнообразие коралловых построек, был Ч. Дарвин (1842). Посетив несколько коралловых островов во время знаменитого путешествия на «Биггл», он пришел к выводу о преемственности между береговым (окаймляющим) рифом, барьерным рифом и атоллом. Основные положения дарвиновской теории происхождения атоллов не утратили своего значения и по сей день, однако фактический материал, положенный в ее основу, не охватывает всего разнообразия коралловых построек. За последние годы, особенно благодаря работам советских морских геоморфологов, теория Ч. Дарвина получила дальнейшее развитие.

Изучая коралловые рифы, Ч. Дарвин с присущей ему гениальностью увидел самое главное в их историческом развитии, но он не имел возможности детально исследовать подробности структуры отдельных рифов, а ведь именно от них зависит разнообразие ныне существующих коралловых сообществ. Попытки как-то их класси-

84. У подножия кораллового острова.

At the foot of the coral island.



фицировать после Ч. Дарвина предпринимались неоднократно, однако до последнего времени единой стройной системы не существовало.

Если в основу классификации рифов положить видовой состав рифостроющих организмов, то выяснится, что в подавляющем большинстве случаев ведущая роль принадлежит мадрепоровым кораллам. Несмотря на пестроту и мозаичность распределения кораллов на рифе и их значительное видовое разнообразие, с несомненностью установлено, что основу биоценоза составляют не более 10—15 руководящих форм мадрепоровых кораллов и 1—2 вида гидрокораллов (Наумов, 1972). И крайне редко на рифе преобладают кораллы других систематических групп. Так, на острове Вити-Ле-ву (архипелаг Фиджи) неподалеку от Сувы нам удалось обнаружить биоценоз, основу которого составляют кораллы-органчики (*Tubipora*).

Неоднократно описывались рифы, на которых преобладают водоросли, губки или мягкие кораллы. Однако, как это будет подробнее сказано ниже, в подобных случаях обычно идет речь не о сформировавшемся рифе, а об одной из стадий его развития.

На видовой состав и распределение основных форм кораллов значительное влияние оказывает уклон дна. Так, риф на крутом свale всегда значительно отличается от рифа на ровной отмели.

По отношению к урезу воды различают рифы обнажающиеся (если верхний горизонт такого биоценоза располагается в литоральной зоне) и погруженные. Обнажающиеся рифы типичны для Индо-Пацифики и отсутствуют в Атлантическом океане. Погруженные имеются в обоих зоогеографических регионах. Тем не менее между ними усматривается довольно существенное различие. Если коралловые рифы Атлантики зарождаются и существуют только ниже уровня нуля глубин, то погруженные рифы Индийского и Тихого океанов в большинстве случаев обязаны своим происхождением опусканию морского дна. Иными словами, когда-то и они были обнажающимися. Один из таких погруженных рифов Тихого океана (банка Фантом) был детально обследован во время советской экспедиции на «Каллисто».

По отношению к береговой линии согласно терминологии, предложенной еще Ч. Дарвином, различают окаймляющие, т. е. непосредственно примыкающие к берегу, и барьерные рифы. В последнем случае между рифом и берегом располагается более или менее широкая лагуна, лишенная коралловых биоценозов.

85. У подножия островов кораллы образуют сплошную известковую плиту.

At the island foot, corals form a continuous lime slab.

Совершенно очевидно, что характер рифа в очень большой степени зависит от гидрологического режима, в первую очередь от турбулентности водных масс. По отношению к этому существенному фактору можно различить несколько типов рифов — от «коралловых садов» тихих лагун, поросших нежными и ломкими кустиками кораллов, до подобных крепостным стенам прибойных рифов, обращенных своей наветренной стороной к открытому океану.

Наконец, в последние годы начали предприниматься попытки классифицировать коралловые сообщества по их продуктивности, т. е. по темпам воспроизведения органического вещества (А. Голиков и др., 1973; Б. Преображенский, 1979).

Совершенно очевидно, что при столь различных критериях единая и при этом достаточно дробная классификация коралловых рифов, полностью удовлетворяющая всем аспектам подхода к проблеме, никогда не будет создана. В то же время анализ всего разнообразия коралловых сообществ позволяет выделить самые главные их типы, чего вполне достаточно для практических целей.

Как будет ясно из дальнейшего, любой коралловый риф не однороден в разных его частях, а состоит из отдельных зон, отличающихся и по структуре известняковой основы, и по видовому составу герматипных организмов. Все разнообразие рифов сводится к сочетанию этих зон и их протяженности. Этот зональный критерий иложен в основу предложенной нами классификации. Однако прежде чем перейти к ознакомлению с разными типами коралловых рифов, необходимо привести общее описание такого рифа, на котором были бы четко представлены все зоны. Подобный коралловый риф, расположенный у южного берега острова Хайнань, был нами детально изучен еще в 1958 году (Наумов, 1959; Наумов, Янь Кин-сун и Хуан Мин-сянь, 1960).

При подходе со стороны открытого моря этот риф поднимается со дна крутой, почти отвесной стеной высотой около двух десятков метров. Ниже этого уровня начинается более пологое дно, но оно нами не было обследовано, так как в то время мы еще не располагали необходимой для этих целей легководолазной техникой.

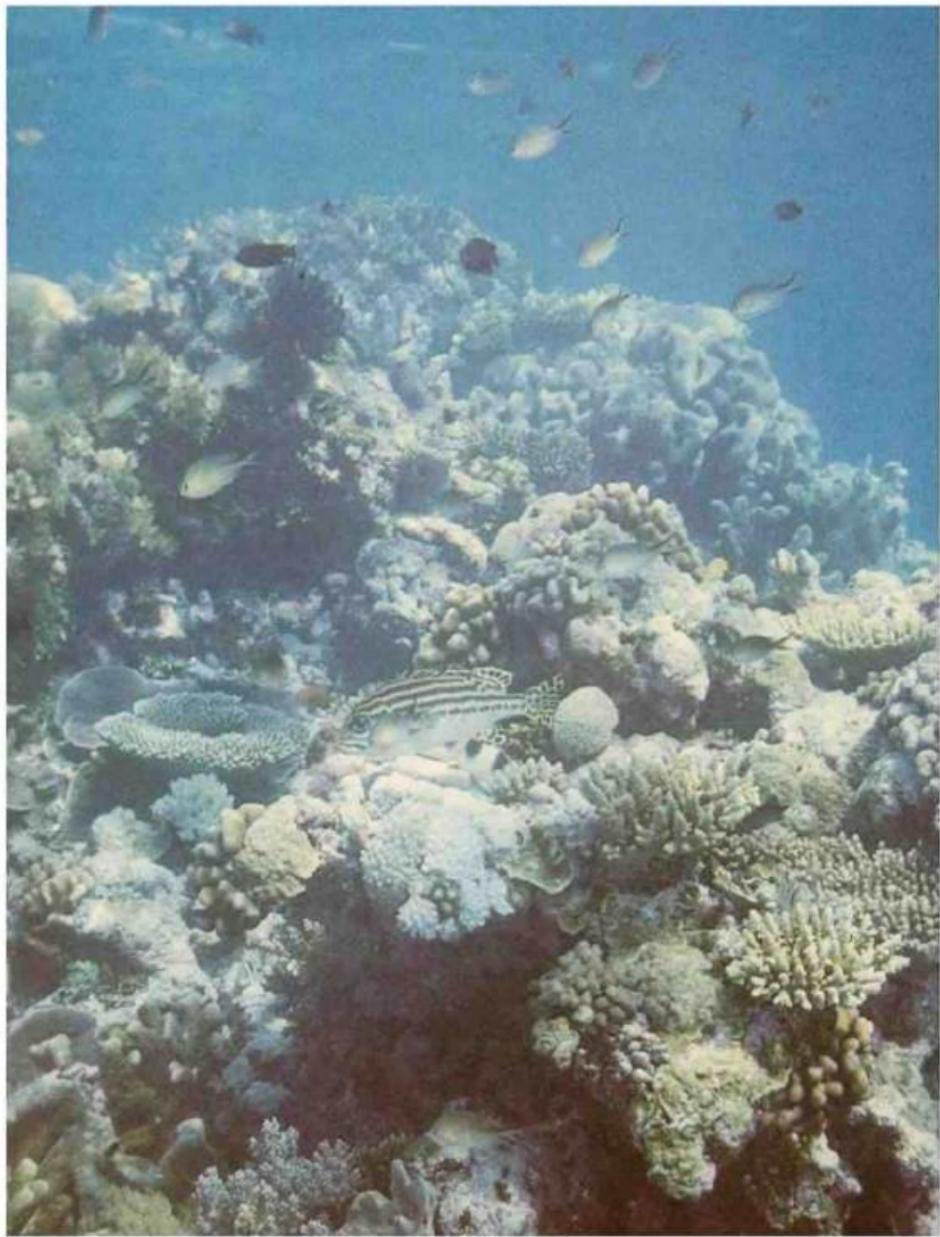
При наблюдении с поверхности видно, что горизонтальная или пологая уходящая в сторону моря предрифовая зона покрыта мелко раздробленными обломками кораллов и белым коралловым песком.

Отвесная стена, или внешний склон рифа — так называемый

86. Ветвистые кораллы на склоне загребневого канала.

Branched colonies on slope of the back ridge trough.





риф-рок, густо покрыта различными видами мадрепоровых кораллов, расположенными в несколько ярусов. Даже в спокойную безветренную погоду у внешнего склона рифа бывает постоянный накат, а во время штормов об него разбиваются гигантские волны, так что поселяющиеся здесь кораллы располагаются на риф-роке несколькими горизонтальными поясами — в зависимости от способности противостоять постоянному волнению. Наиболее значительные по силе удары волн принимает на себя верхний отдел внешнего склона — так называемый гребень рифа; здесь сосредоточены корковидные стелющиеся по субстрату формы, слабо разветвленные колонии с короткими толстыми ветвями и дисковидные кораллы, напоминающие гигантские грибы-трутовики. Дисковидные кораллы насеквоздь пронизаны множеством крупных сквозных отверстий, через которые свободно проходит вода, когда волна набегает на риф или скатывается с него.

Под гребнем, там, где действие волн ослаблено, развивается следующий ярус. Здесь поселяются виды с более длинными ветвями, а также дисковидные и стелющиеся формы. У основания внешнего склона обычны крупные массивные шаровидные колонии.

Несмотря на экстремальные условия, которыми отличаются верхняя часть внешнего склона и гребень, именно здесь происходит нарастание рифа. Высокое насыщение воды кислородом, хорошая освещенность и постоянный приток питательных веществ способствуют бурному росту кораллов. Вместе с тем внешний склон служит основным местом, откуда на внутренние части рифа поступает обломочный материал, потому что при сильном волнении колонии в какой-то степени все-таки разрушаются. Таким образом, наиболее интенсивное накопление и органического и минерального материала, осуществляющееся в результате жизнедеятельности герматипных организмов, происходит именно на внешнем склоне и гребне. Эту часть рифа можно охарактеризовать как его биоконструкционную зону. По словам известного геоморфолога профессора О. К. Леонтьева (1970), внешний край рифа представляет собой прекрасный пример единства противоположностей — это одновременно зона разрушения и созидания.

Важнейшей и наиболее характерной морфологической особенностью внешнего склона следует считать образование на нем чередующихся вертикальных каналов и уплощенных или округлых по наружному краю вертикальных гребней, или шпор. Американские исследователи В. Мунк и М. Сарджент (W. Munk and M. Sargent,

87. Мелкие формы второго гребня рифа.

Small coral forms on the second ridge of reef.

1948) на примере коралловых рифов атолла Бикини (Маршалловы острова) показали, что густота и величина каналов и шпор зависит от параметров волн и экспозиции рифа по отношению к преобладающему волнению. Однако дело здесь не только в волнах. Возможность чисто эрозионного происхождения системы шпор и каналов приходится исключить, ибо таковая никогда не наблюдается на нерифовых берегах, сложенных известняками. Остается предположить, что подобное строение внешнего края рифа объясняется также и биогенными причинами.

Это предположение подтверждается наличием шпор и каналов только в зоне активного роста кораллов. Если отвесный внешний край рифа уходит на глубину, где развитие кораллов становится невозможным (это часто имеет место на атоллах), каналы и шпоры прослеживаются только в пределах горизонтов с живыми кораллами, ниже стена становится ровной.

В. Н. Космынин (1979), подробно изучавший геоморфологию коралловых рифов Сейшельских островов, нашел на них ряд последовательных стадий формирования рельефа внешнего склона. На первых стадиях шпоры представляют собой вытянутые сверху вниз по склону полосы густого переплетения ветвистых кораллов. Такие кораллы характеризуются быстрым ростом, и потому они успевают за относительно короткий срок образовать на риф-роке так называемый коралловый буш. Под воздействием волн нежные концевые веточки колоний обламываются, а их основания тем временем подвергаются цементации известковыми водорослями и инкрустирующими кораллами.

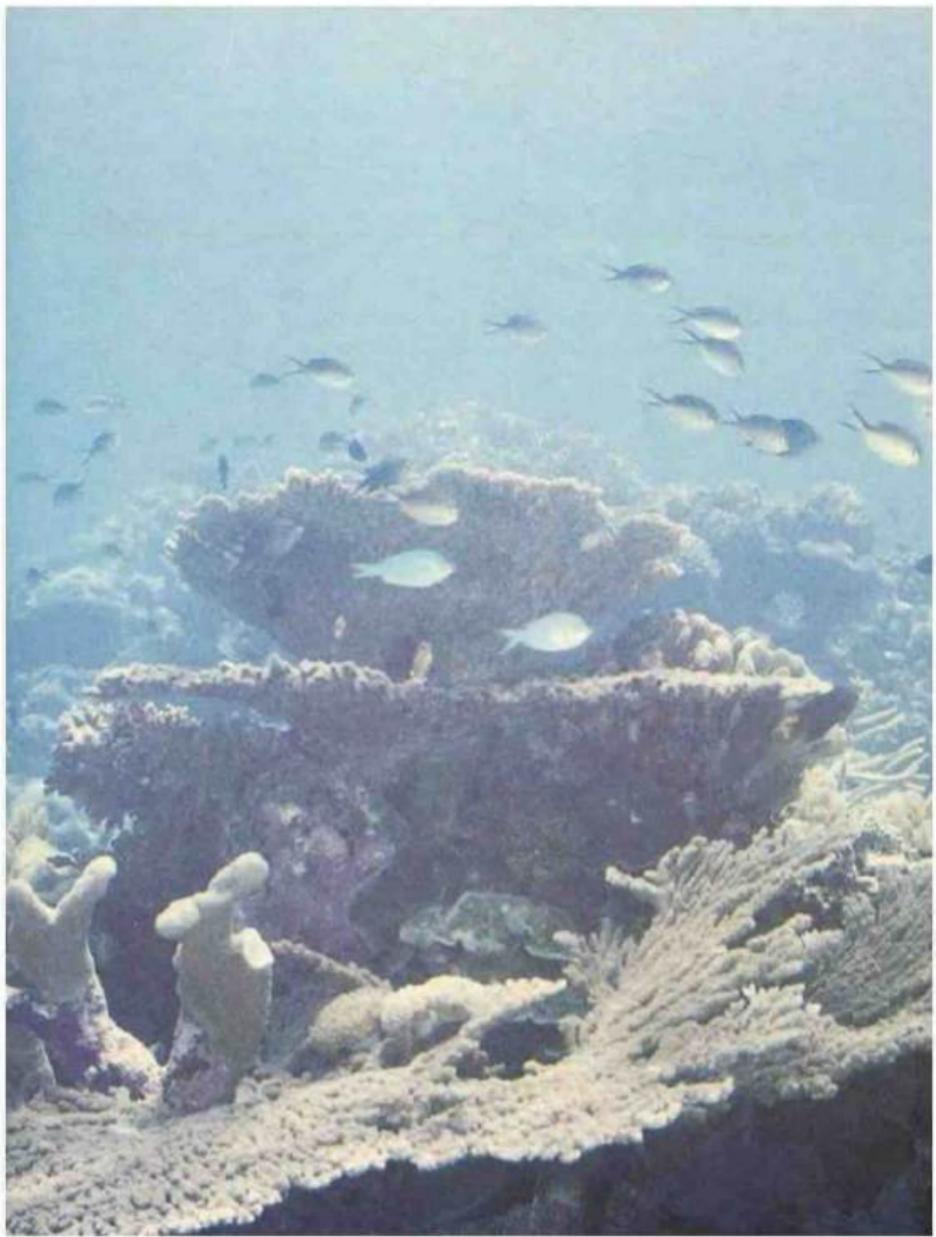
На этой как бы спрессованной и потому более плотной вертикальной полосе кораллового известняка, как на цоколе, снова разрастаются ветвистые кораллы — и образование шпоры переходит во вторую стадию.

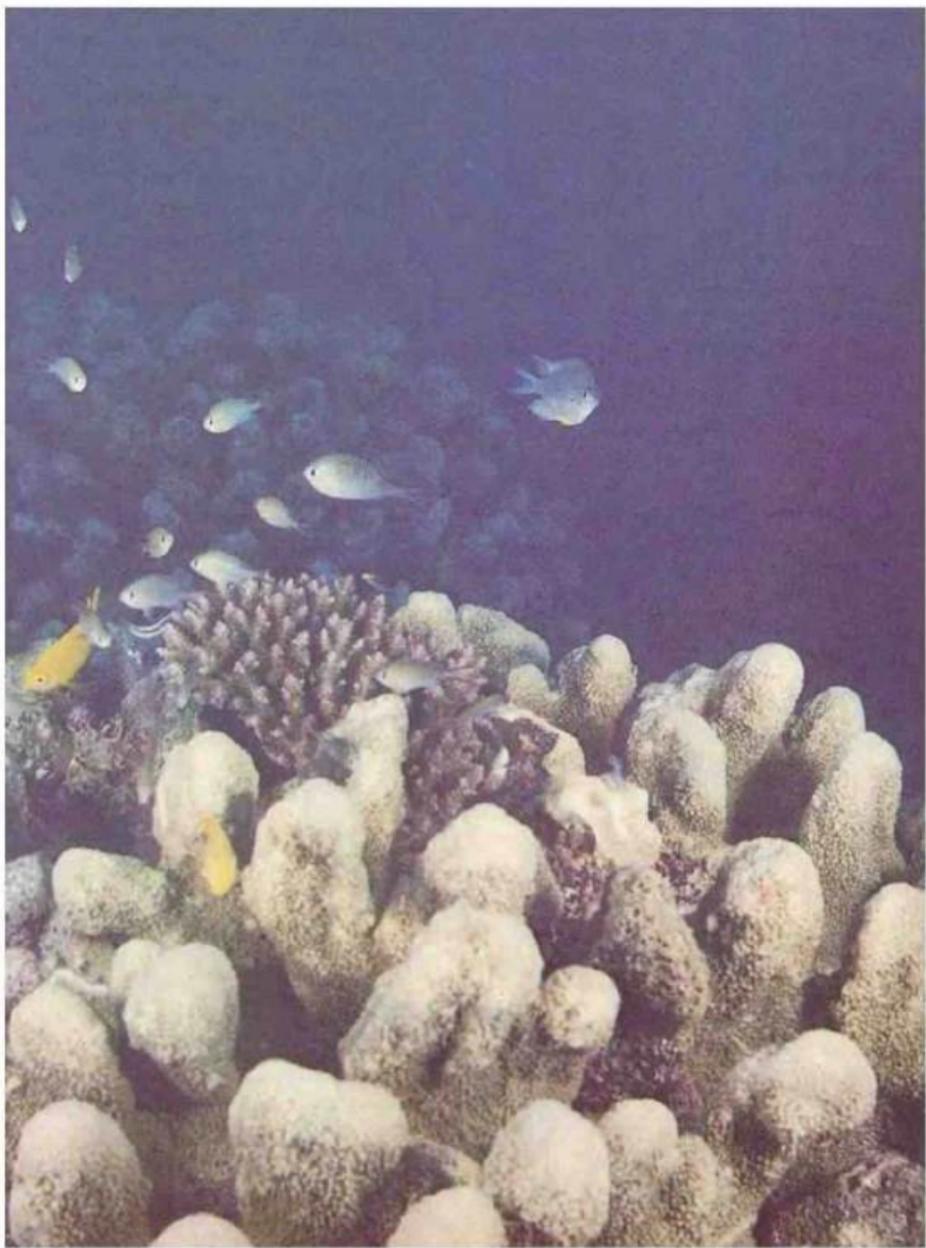
Возникновение каналов, т. е. выемок между шпорами, отчасти объясняется эрозией под влиянием оттекающей с рифа воды, которая при отступлении волн устремляется именно сюда, так как не встречает препятствий в виде коралловых зарослей. Однако главная причина возникновения каналов заключается все же в росте кораллов на шпорах. На последней стадии ширина шпор по фронту достигает 3–5 м, а иногда и более, причем они начинают смыкаться своими боковыми сторонами, и тогда каналы между ними превращаются в вертикальные или наклонные туннели.

Из сказанного очевидно, что риф разрастается в сторону моря

88. Под первым гребнем располагаются плоские формы кораллов.

Growing down the first ridge are the flat forms of corals.





за счет образования шпор и их последующего слияния. Конечно, не исключено и эрозионное их разрушение, но оно, по-видимому, имеет место лишь при очень сильных штормах.

На упомянутом выше рифе на острове Хайнань система шпор и каналов находилась в третьей, наиболее развитой стадии.

Венчающий внешний склон рифа гребень несколько возвышается над уровнем нуля глубин, за ним в сторону берега тянется более или менее плоская известковая платформа, или риф-флэт.

Непосредственно из гребня на риф-флете почти всегда имеется понижение глубиной от 50 см до 1–2 м и шириной в несколько метров. Оно тянется извилистым каналом параллельно внешнему краю рифа. Как уже было сказано выше, гребень рифа представляет собой место наиболее активного роста кораллов, на нем же за счет известковых водорослей развивается и так называемый водорослевый вал.

Образование известковыми красными водорослями вздымающегося вала именно у мористого края риф-флета и на гребне объясняется экологическими особенностями этих растительных организмов. Они гораздо легче переносят перегрев и высыхание, чем мадрепоровые кораллы. Условия периодического обнажения и заплеска волнами для известковых багрянок, по-видимому, следуют считать оптимальными: с одной стороны, интенсивный водообмен способствует получению карбоната кальция, а с другой — при отступлении волн растения получают максимум солнечного света (В. Космыгин, 1979).

Эти герматипные организмы и поднимают гребень над уровнем рифовой платформы. На расстоянии нескольких метров от края внешнего склона обычно располагался второй, не столь ярко выраженный гребень. Очевидно, что прежде по этой линии и проходил край рифа, но вследствие развития нынешней генерации системы шпор он оказался в ближайшем тылу.

Поскольку оба гребня располагаются на горизонтальной плоскости, они должны рассматриваться в структуре риф-флета, однако генезис разных частей самой рифовой платформы неодинаков. Если ее мористая часть возникает в результате активного роста кораллов и водорослей, то участки, лежащие ближе к берегу, обязаны своим происхождением накоплению и частичной цементации обло-

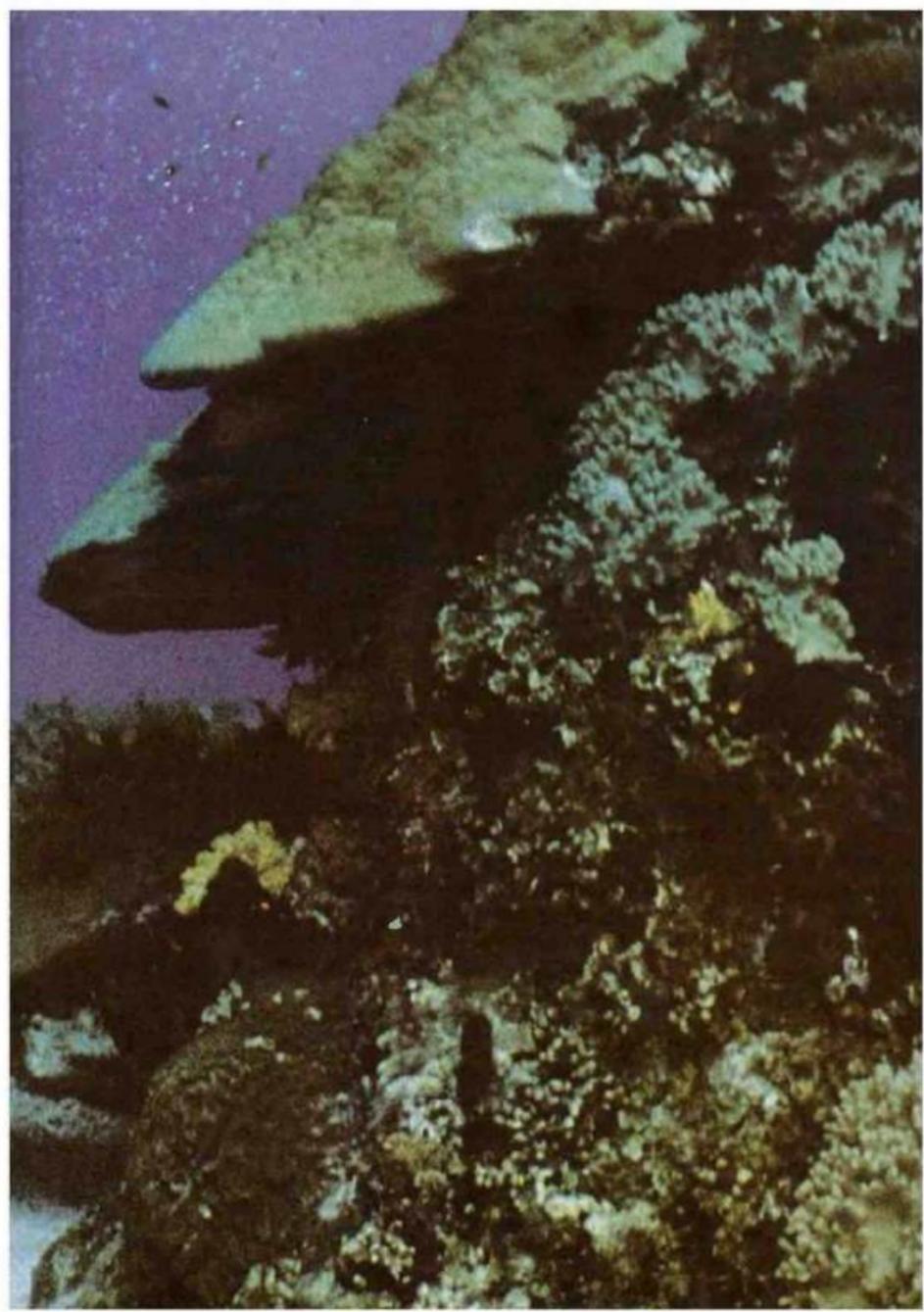
89. На вершике гребня растут широкие и прочные колонии.

At the top of the ridge are the wide solid colonies.

90. У подножия риф-рока.

At the reef-rock base. ▶





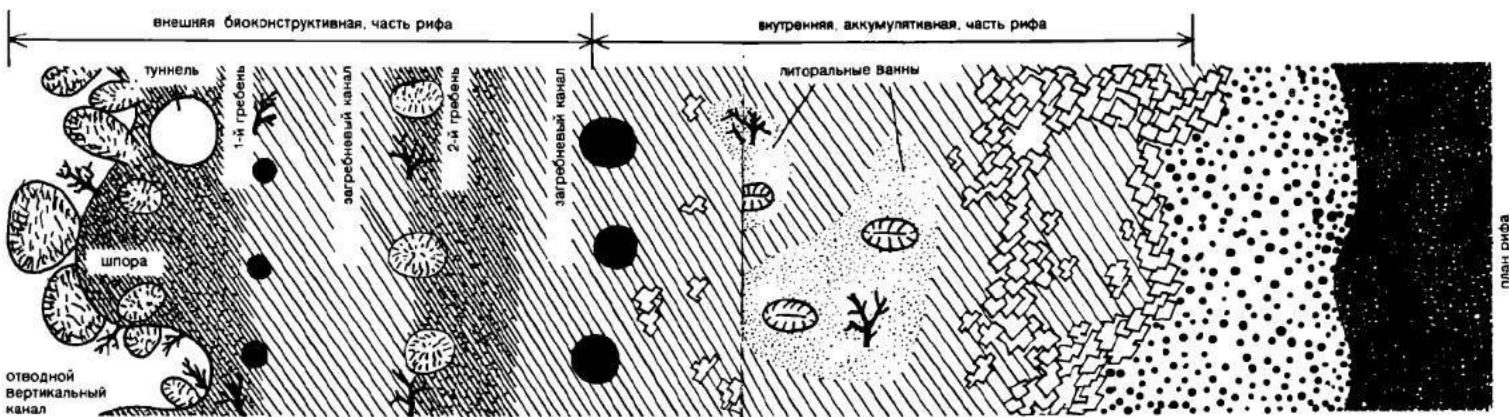
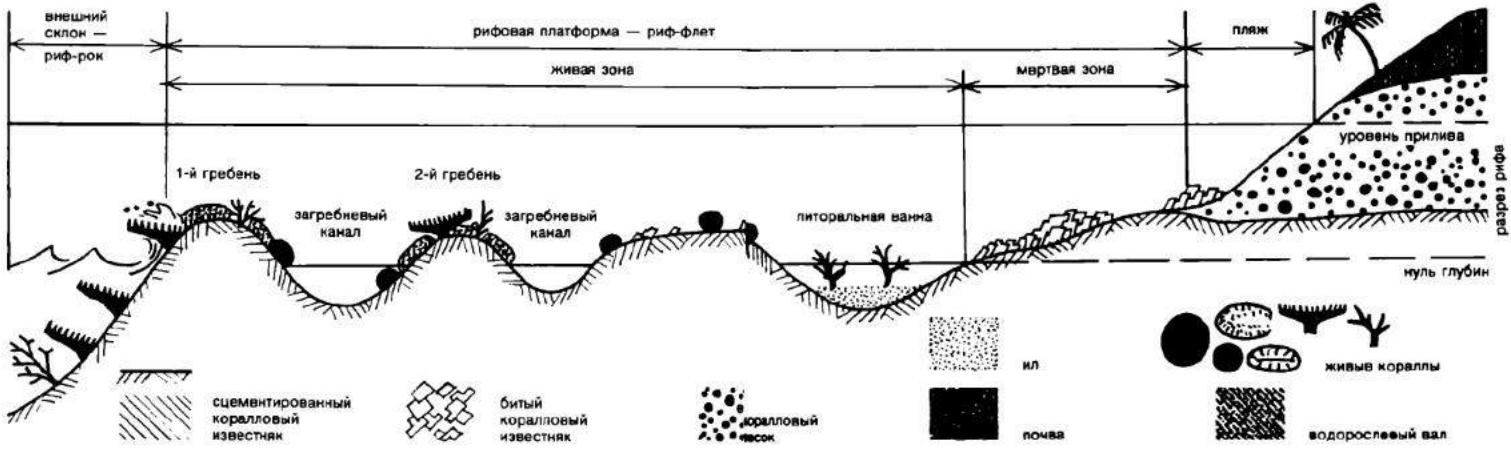


Рис. 2. Схема строения прибойного кораллового рифа.
Cross section and plan view of the fringing coral reef.

мочного материала, образующегося преимущественно на внешнем склоне и гребне и перенесенного оттуда волнами.

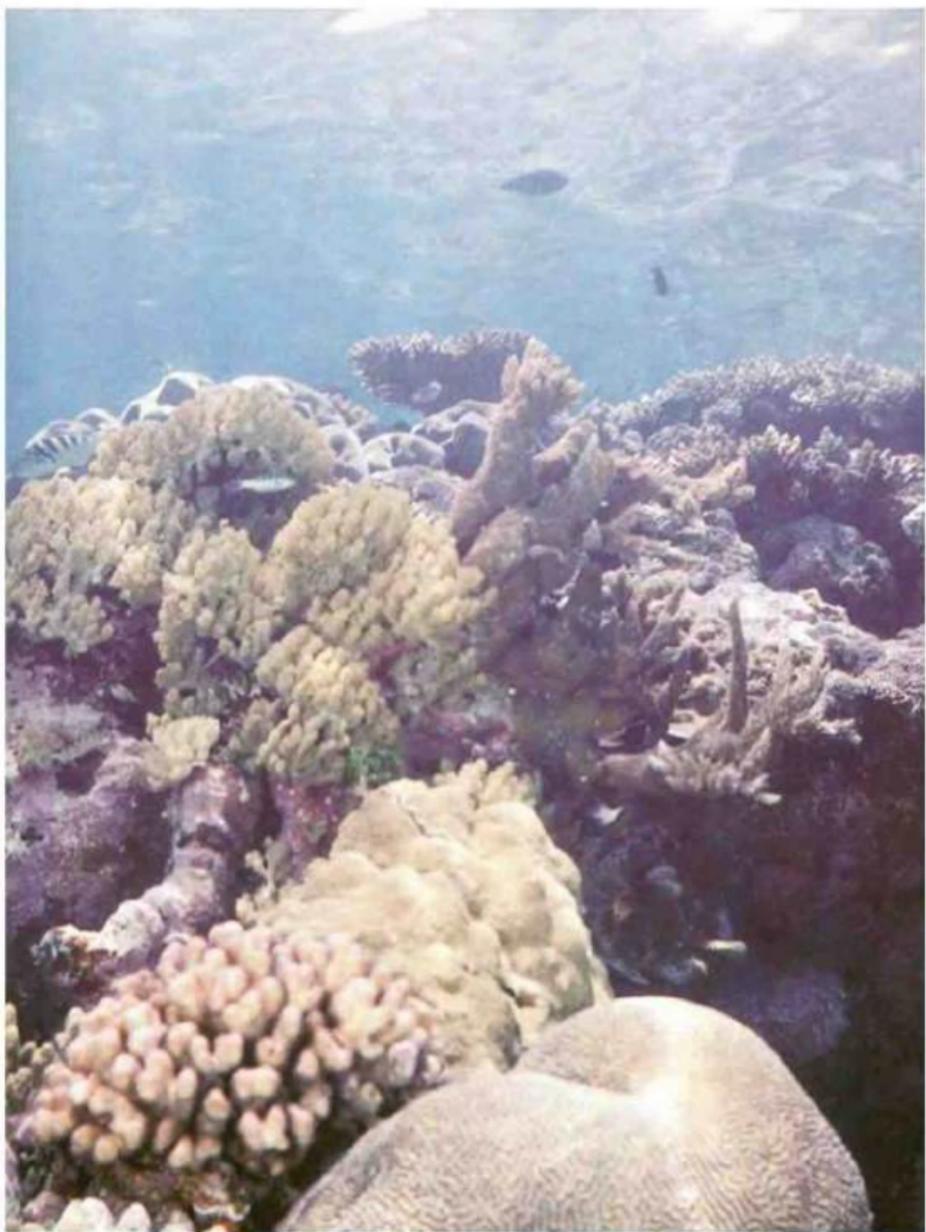
Итак, на рифе следует различать две главные части — внешнюю, биоконструкционную, созданную в результате жизнедеятельности герматипных организмов, и внутреннюю — аккумулятивную, образованную накоплением материала, который поступает с внешней его части. Б. В. Преображенский отмечает (1979), что первая заселена преимущественно продуцентами, т. е. производителями органического вещества, тогда как другая служит основным местом поселения консументов — потребителей готовых органических веществ.

Аккумулятивная часть риф-флета, в свою очередь, состоит из трех поясов, или зон. Самая верхняя из них, вплотную примыкающая к берегу, лежит вблизи границы верхнего стояния воды в высокие (тропические) приливы. Она представлена древним известняком и покрыта слоем чистейшего кораллового песка. Это зона пляжа. Непосредственно к нему со стороны моря примыкает полоса риф-флета, покрытая крупными и мелкими коралловыми обломками, не связанными между собой. Дело в том, что эта высоко лежащая часть рифовой платформы ежедневно на проложительное время осыхает и в ее пределах известковые водоросли, цементирующие обломки, уже не могут существовать. Живых кораллов здесь тоже нет. Между этой мертввой зоной риф-флета и гребнем простирается более или менее широкая живая зона, на которой укореняются отдельные массивные кораллы, а в лужах и ваннах на заиленном дне развивается особая фауна лагунных кораллов. Здесь встречаются как одиночные грибовидные кораллы, так и множество тонко разветвленных кустистых форм. Отмирая, они цементируются и также входят в структуру платформы, но последняя все же в первую очередь формируется из обломков, попадающих сюда с риф-рока.

Нетрудно заметить, что лужи и ванны на этой части риф-флета, по сути дела, представляют собой миниатюрные лагунные рифы. И гидрологический режим, и характер грунта (заиление), и состав кораллов в обоих случаях чрезвычайно сходны. Более того, когда риф-флет достигает значительной ширины, волны уже не могут забросить обломочный материал на его береговой край, и тогда между песчаным пляжем и платформой возникает береговой канал, а потом образуется более широкое водное пространство, т. е. лагу-

91. Кораллы внешнего склона.

Corals of the seaward slope.



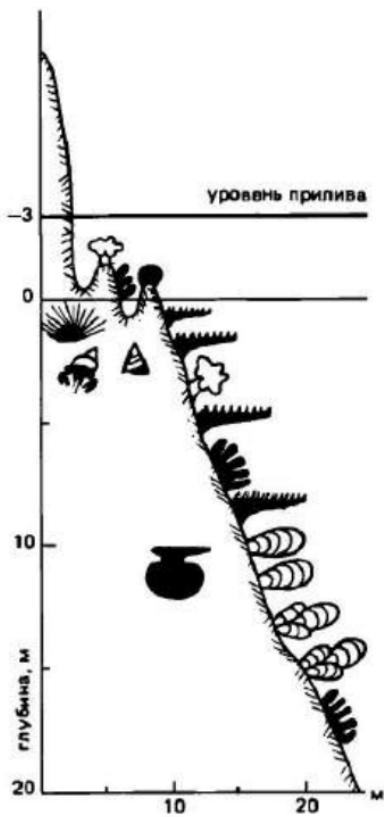


Рис. 3. Береговой риф на Новой Гвинея.
Coral reef coast in New Guinea.

Рис. 4. Гипотезы происхождения коралловых островов.
Hypotheses on the coral islands' origin. □

на. Вскоре в ней развивается типичная лагунная фауна кораллов, возникает особая лагунная зона.

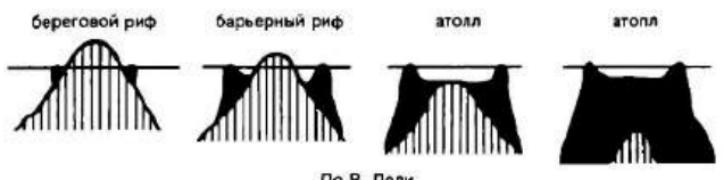
Таким образом, лагунный риф, столь сильно отличающийся от прибрежного, генетически тесно связан с ним и возникает из внутренней части последнего.

Изучив большое число коралловых рифов, мы пришли к выводу, что все разнообразие их геоморфологических типов можно свести к сочетанию в разных соотношениях основных элементов, из которых слагается характерный прибрежный окаймляющий риф.

В зависимости от силы воздействия волн и от профиля дна и возникают рифы различных типов. Так, какими описан прибрежный риф, расположенный у побережья Новой Гвинеи в бухте Константина, к западу от деревни Бонгу, с которой связано имя Миклухо-Маклая.

Риф этот, по сути дела, представлен лишь одним составным элементом, а именно внешним склоном с гребнем на вершине. В этом месте береговые скалы круто уходят в море, и на них развиваются герматипные кораллы. Обломки этих кораллов, неизбежно возникающие в результате действия наката и во время штормов,

По Ч. Дарвину



По Р. Дели



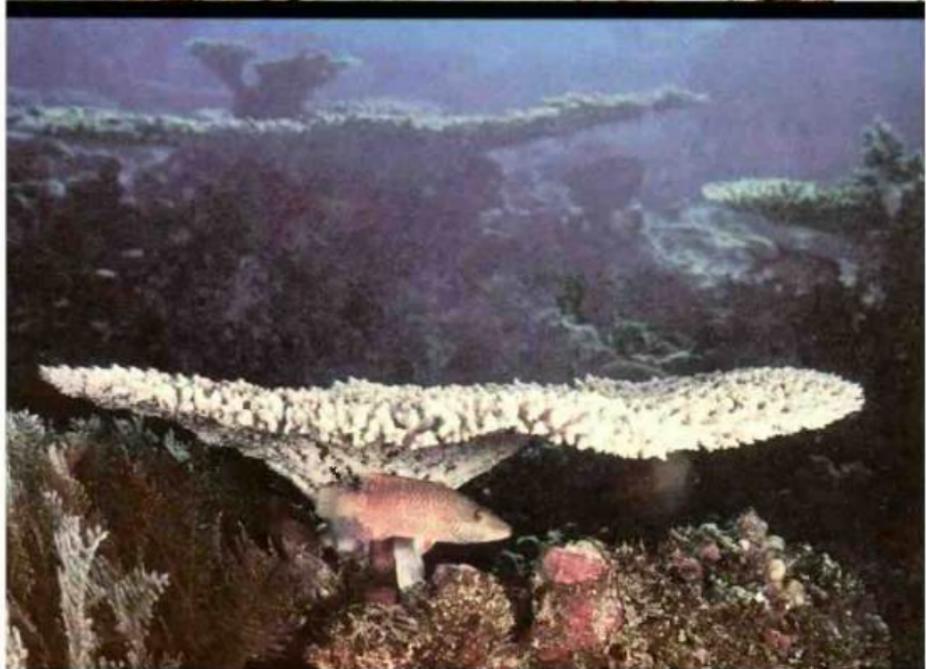
По Д. Мэррею



из-за крутизны вздымающихся из моря скал не аккумулируются на верху, а скатываются по склону.

Их нагромождения видны на глубине около 20 м, где начинается пологое лно. Только на отдельных участках за гребнем рифа можно обнаружить небольшие (ширина не более 3—5 м) площадки — зачатки будущего риф-флета.

Риф у острова Макулава, лежащий недалеко от столицы Фиджи города Сувы, отличается очень пологим внешним склоном и слаженной границей между ним и риф-флетом. На склоне растет мало герматипных кораллов, крупный обломочный материал не образуется, и потому на риф-флете отсутствует мертвая зона. Поселения живых кораллов, преимущественно органчиков, мягких кораллов и стиофоры, подступают вплотную к песчаному пляжу.



Особый тип составляют коралловые рифы защищенных от прибоя лагун, бухт и заливов. Как уже было сказано выше, они мало чем отличаются от поселений кораллов в литоральной живой зоне риф-флета. Хотя в лагунах и встречаются массивные формы кораллов, но преобладают здесь густо ветвящиеся колонии с крупным скелетом.

В отличие от кораллов прибойного рифа лагунные виды способны на несколько часов во время отлива оставаться на осушке. Волнение в лагуне слабее, и в низкую воду на обнажившиеся кораллы вода не попадает.

Медленное движение воды в бухтах и лагунах способствует их заселению. Поэтому здесь чаще, чем в других местах, можно видеть свободно лежащие на грунте формы, в первую очередь различные грибовидные кораллы. Кустистые колонии, не имея твердого субстрата, запускают глубоко в ил корневидные выросты, удерживающие колонию на месте.

Во время спада и подъема воды в лагуне некоторое время гуляют слабые волны. Они ломают концы ветвистых лагунных колоний — дно лагуны буквально усеяно их обломками. В качестве защитного приспособления у ветвящихся лагунных кораллов развивается высокая способность к регенерации. Все повреждения на них быстро застаются, обломанные веточки (если они не упали на дно, а запутались в колонии) прирастают к ней вновь в любом положении.

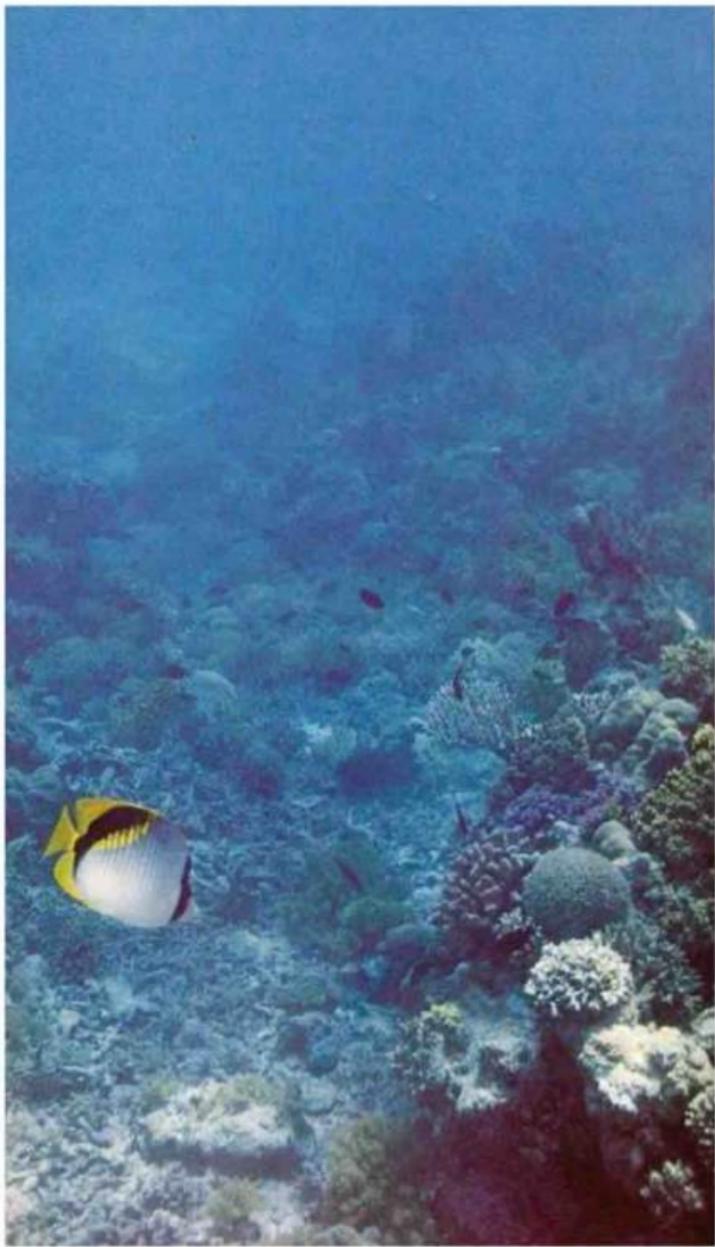
Одним из примеров лагунного рифа может служить риф маленького атолла Маракеи (острова Гилберта), диаметр почти полностью замкнутого кольца которого едва достигает 2 км.

Если лагуна атолла достаточно обширна и в ней может развиваться высокая волна, лагунный риф начинает приобретать признаки прибойного. Так, обследованный нами внутренний (стало быть, лагунный) прибрежный риф на атолле Фунафути (острова Эллис) имеет хотя и пологий, но отчетливо выраженный риф-рок, поросший типичными прибойными формами кораллов. В своей верхней части склон переходит в довольно узкий риф-флет, который заканчивается у берега мертвой зоной из обломочного материала. Ширина лагуны атолла Фунафути достигает 25 км, а глубина — 50 м. Естественно, что при сильном ветре в ней поднимаются внушительные волны.

Таким образом, для характеристики рифа следует в первую очередь провести анализ его зональной структуры и измерить про-

92—93. Под вторым гребнем развиваются ветвистые формы кораллов.

Growing down the second ridge are the branched and lamellar forms of corals.



тяжеленность отдельных поясов, что весьма легко осуществить, так как границы между поясами прослеживаются очень четко.

Теперь, после предварительного ознакомления со структурой и классификацией коралловых рифов, можно вернуться к вопросу, уже затронутому в начале этой главы. Речь идет о возникновении атоллов. Общеизвестно, что Ч. Дарвин рассматривал эти низменные кольцеобразные острова в качестве завершающей фазы развития коралловых рифов. Он решительно отвергал господствовавшее до этого объяснение необычной кольцеобразной формы атоллов разрастанием кораллов на жерле потухшего вулкана. В самом деле, было бы странно допустить, что кратеры нескольких сотен подводных вулканов случайно расположились на совершенно одинаковом уровне — на уровне поверхности океана. Кроме того, размеры атоллов в большинстве случаев не соответствуют данным о размерах вулканических кратеров. Диаметр кратера редко превышает 1—2 км, тогда как ширина лагуны многих атоллов измеряется десятками километров. Среди них имеются настоящие гиганты. Так, лагуна атолла Меншикова (Кваджалейн) из группы Маршалловых островов достигает 120 км в длину и 30 км в ширину. Столь широкие кратеры вулканов вообще неизвестны.

Согласно Ч. Дарвину развитие атолла начинается с берегового рифа, окаймляющего остров вулканического или иного происхождения (риф на такой начальной стадии был описан выше). В результате жизнедеятельности герматипных организмов на внешнем склоне и гребне риф начинает распространяться в сторону моря, образуя риф-флет, который постепенно становится все более широким. Если в это время начнется медленное опускание морского дна (таково непременное условие образования атоллов по Дарвину), то вместе с островом начнет погружаться и рифовая платформа, так как биологическая активность кораллов живой зоны недостаточна для того, чтобы их рост успевал компенсировать погружение. Иное соотношение сил складывается в биоконструктивной части рифа, т. е. в верхнем отделе внешнего склона и на гребне. Здесь кораллы и известковые водоросли по мере опускания дна успевают надстраивать край рифа до уровня поверхности моря. На этой стадии коралловые постройки окружают остров сплошным или прерывающимся кольцом, т. е. барьерным рифом, между которым и погружающимся островом возникает водное пространство — лагуна. Дальнейшее опускание океанского дна приводит к полному исчезновению острова под водой, и тогда на поверхности остается

94. У основания рифа начинается песчаное дно.

At the reef foot, the sand floor sets in.

лишь рифовое кольцо — атолл. Заброшенный во время штормов обломочный материал накапливается на его внутренней стороне в виде сплошного или прерывающегося вала. Обычно он возвышается над уровнем моря всего на 2—3 м, и потому атоллы получили также название низменных островов.

Дальнейшая возможная судьба таких «нормальных» атоллов описана советскими геоморфологами О. К. Леонтьевым и В. С. Медведевым (1972).

Если наращивание поверхности рифового кольца отстает от темпов погружения коренного основания, атолл начинает тонуть. На таком погружающемся атолле большие глубины над риф-флетом благоприятствуют размыву аккумулятивных надводных построек и их постепенному уничтожению. Таков атолл Суворова в группе островов Кука. Этот атолл имеет вид подводного кольцевого барьера, на котором располагается несколько низких интенсивно размываемых песчаных кос. Дальнейшее развитие этого процесса приводит к образованию погруженного атолла, или коралловой банки. Целая группа таких подводных гор, вершинная поверхность которых образует банки с четко выраженной структурой атоллов, находится между островами Эллис и Самоа.

Морфология тонущих атоллов подтверждает гипотезу погружения дна океана, лежащую в основе теории Дарвина. Однако факты говорят о том, что океанское дно в ряде участков испытывает не погружение, а подъем. Между тем и в этих районах тоже расположены атоллы. О. К. Леонтьевым и В. С. Медведевым в дополнение к классическому «ниходящему» ряду описан также «восходящий» ряд атоллов, эволюция которых проходит под знаком подъема океанского дна.

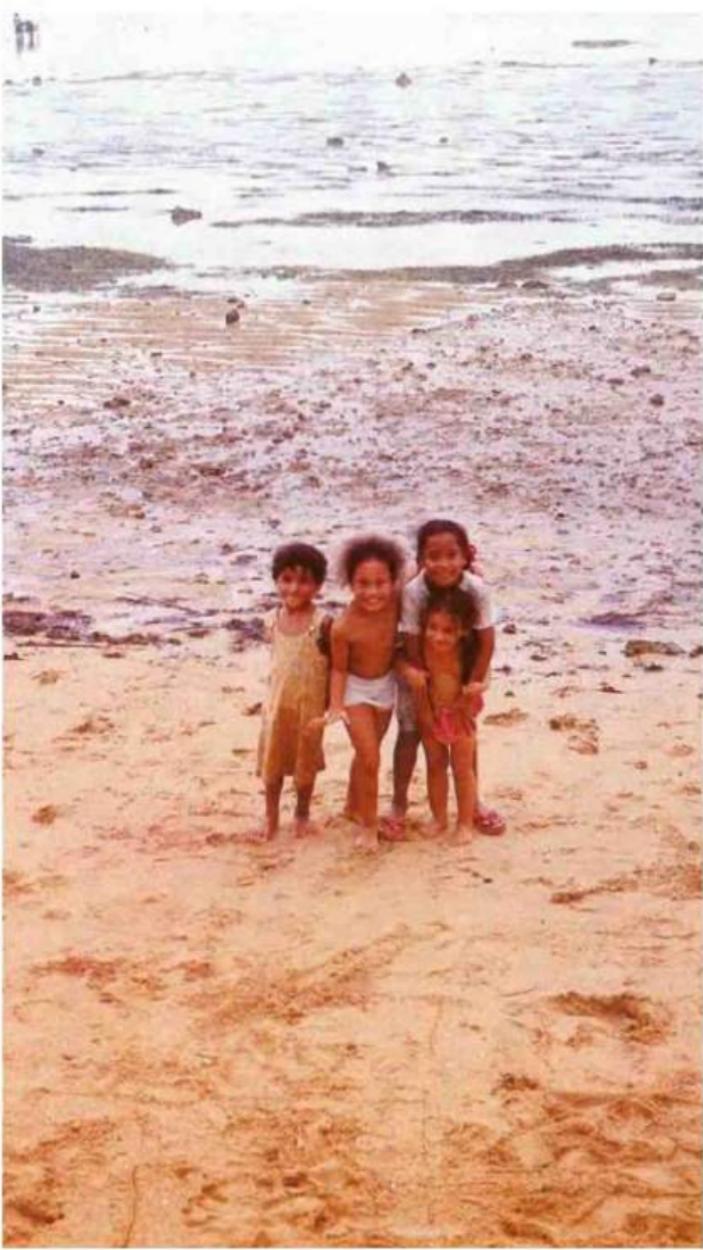
Если дно моря под «нормальным» атоллом начнет медленно повышаться, то возникнет так называемый островной атолл. Его кольцевой барьер при этом превращается в остров с немногочисленными мелкими проходами, через которые даже в полную воду с трудом можно пройти на лодке. Таков уже упоминавшийся ранее атолл Маракеи, а также обследованный этими учеными атолл Гарднер. Оба они имеют вид почти полного кольца с мелководной лагуной. Несколько узких проходов в таких атоллах, можно судить хотя бы по тому, что через один из них на атолле Маракеи построен деревянный мостик.

При дальнейшем подъеме морского дна проходы полностью осыхают, а лагуна превращается в реликтовое озеро. Именно тако-

95. Грибовидные кораллы на засыпанном дне лагуны.

Fungus-shaped corals on the silted lagoon floor.





ва геоморфологическая структура острова Вентупу (острова Гилберта).

Завершает этот ряд поднятый атолл, типичным примером которого может служить обследованный нами остров Науру. Сплошная известняковая стена его берегов поднимается из моря почти на 80 м и кольцом (бывшим барьером) окружает пониженную внутреннюю часть. На западной стороне пониженной части лежит маленько солоноватое озерко — все, что осталось от лагуны.

Совершенно очевидно, что по мере «выхода» острова из моря оказавшиеся выше уровня прилива живые коралловые рифы отмирают, но в пределах свойственных им горизонтов продолжают свою жизнедеятельность. Так, вокруг всего острова Науру в море развит очень богатый окаймляющий коралловый риф.

Теория Дарвина вначале получила всеобщее признание, особенно после исследований Дж. Дэна (D. Dan, 1875), подтвердившего все основные положения Дарвина на новых материалах американской экспедиции. Однако вскоре появились сомнения, некоторые видные ученые второй половины прошлого века начали опровергать предположение об опускании морского дна. В 1880 году выдвинул свою теорию происхождения атоллов Д. Мэррей (J. Murray). Он считал, что начало атоллу дает не остров, а отмель. На ней образуется коралловая банка (таких погруженных коралловых поселений известно много и в настоящее время). Кораллы на отмели растут вверх и рано или поздно достигают поверхности. Начиная с этого момента рост рифа идет только по периферии, тогда как в центре, из-за отсутствия притока свежей воды, риф гибнет и разрушается — получается атолл. Посуди дела, Д. Мэррей истолковывал генезис описанного выше морфологического ряда погружающихся атоллов в обратном порядке. Его мнение разделял и американский исследователь А. Агассиц (A. Agassiz), много лет посвятивший изучению коралловых рифов.

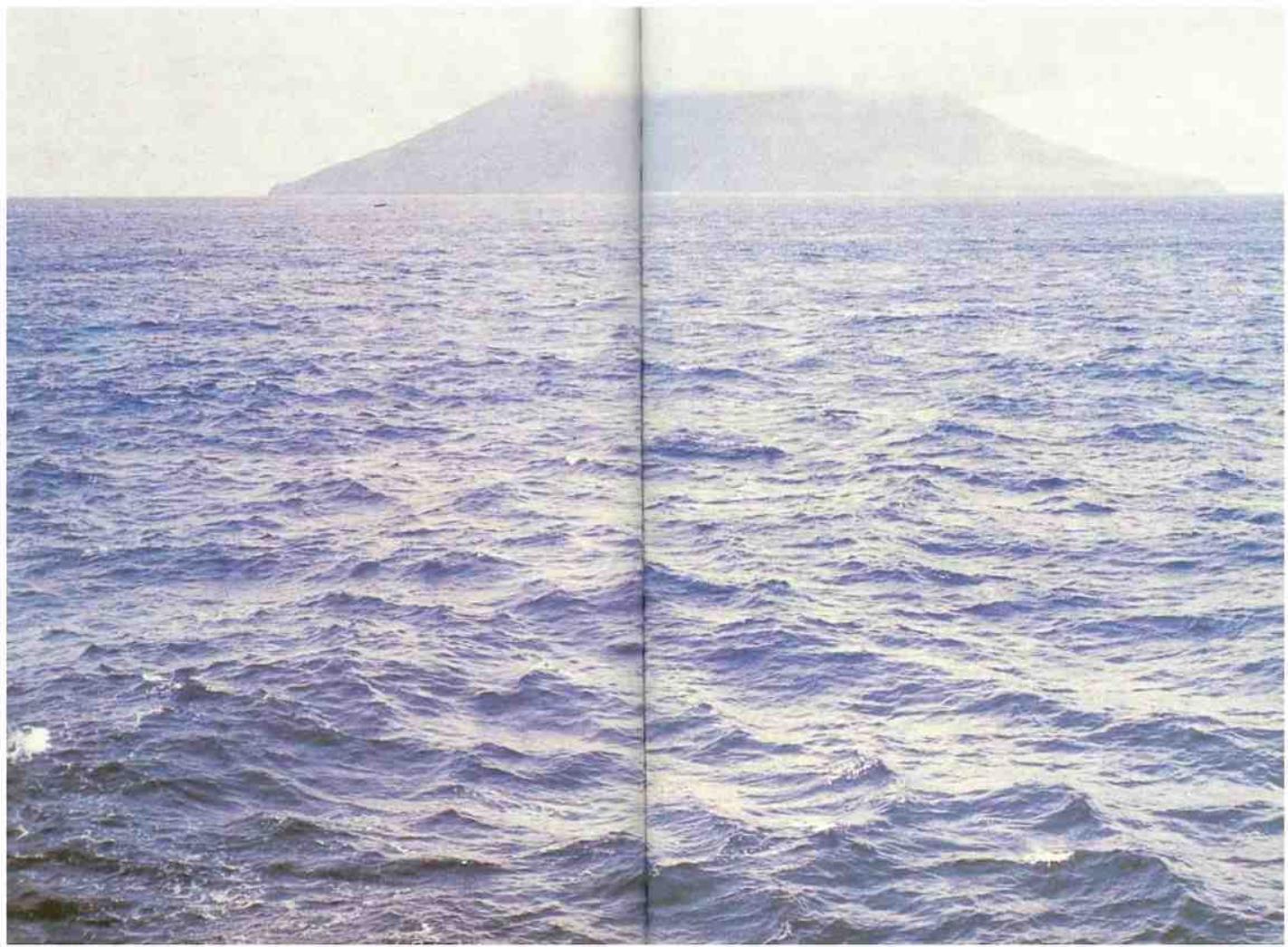
В последние годы жизни Ч. Дарвина между ним и А. Агассицем велась оживленная переписка по этому вопросу. В одном из писем Дарвин писал: «Хорошо бы, если бы какому-нибудь богачу-миллионеру пришло в голову организовать бурение некоторых атоллов Тихого и Индийского океанов, чтобы можно было добывать для изучения грунтовые трубы с глубины 600 футов». Ч. Дарвин совер-

96. Во время отлива. Острова Тонга.

Low tide in Tonga Islands.

97. Вулканический остров. Острова Тонга.

A volcanic island in the Tonga Islands group. ▶



шению правильно рассчитал, что, если на такой глубине недра атолла будут сложены из кораллового известияка, его теория получит неопровергнутое доказательство. Для разрешения этого научного спора (самых авторов обеих гипотез уже не было в живых) Лондонское королевское географическое общество в 1896 году послало на уже упоминавшийся атолл Фунафути специальную экспедицию, чтобы провести глубокое бурение.

К сожалению, удалось получить керны лишь до глубины 343 м. Они состояли из известняков и доломитов, что свидетельствовало не в пользу Д. Мэррея.

В теорию Ч. Дарвина, получившую новое подтверждение, существенное дополнение внес американский исследователь Р. Дели (R. Daly, 1915). До него никому не приходило в голову, что на судьбу тропических атоллов могут оказывать влияние далекие от них приполярные ледники. Предложенная Р. Дели теория «ледникового контроля» базируется на факте повышения уровня Мирового океана в межледниковые периоды вследствие поступления масс пресной воды с тающих ледников. Действительно, для теории Ч. Дарвина нет особой разницы, опускается ли дно моря или повышается уровень воды в океане.

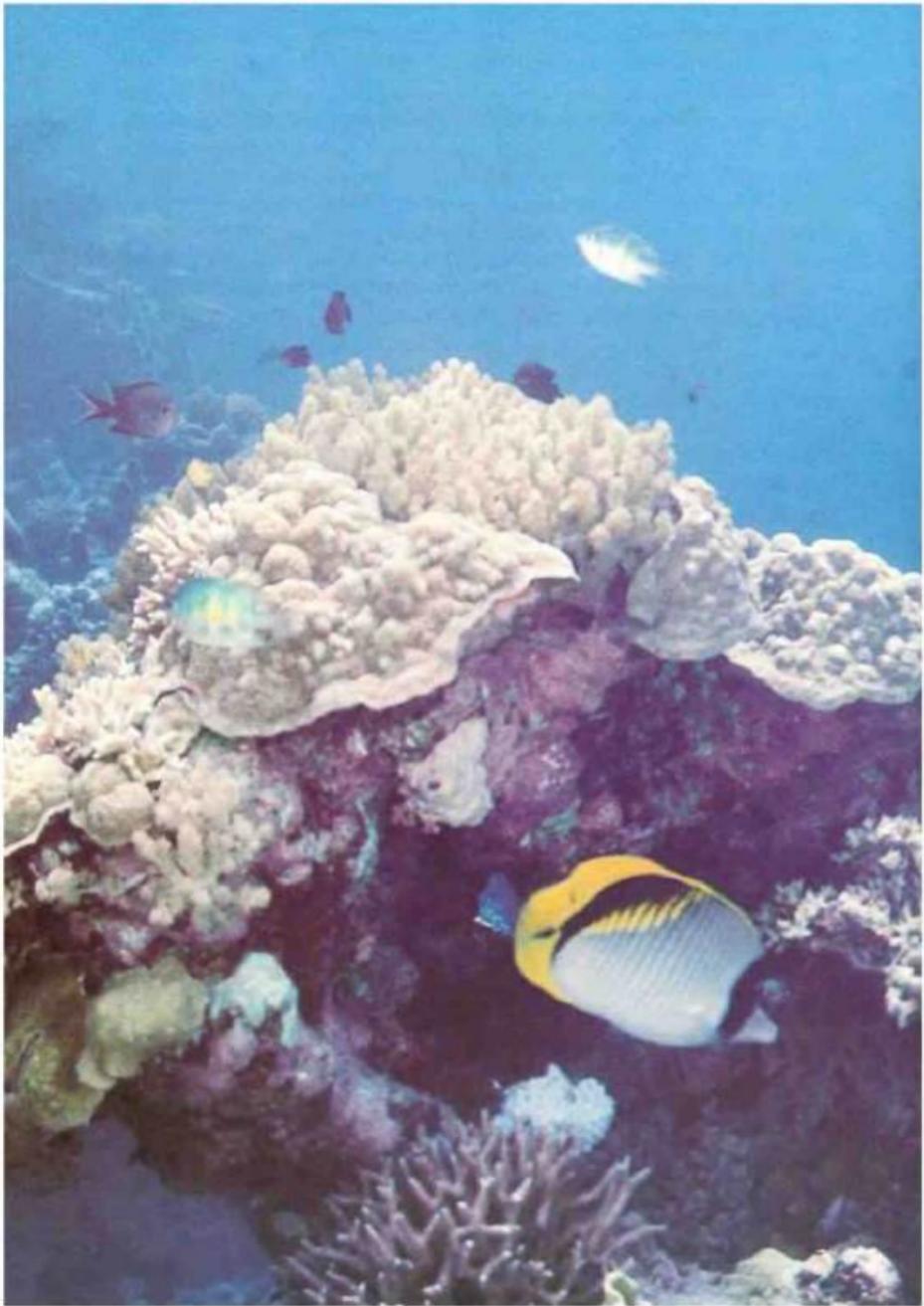
Установлено, что 15 000 лет назад уровень Мирового океана был на 100 м ниже, чем сегодня, так как значительные массы воды вышли из круговорота, осев на континентах в виде ледников. Когда началось потепление, ледники стали таять, что привело к повышению уровня Мирового океана.

Остроумная идея Дели никак не может быть сброшена со счетов, но она только уточняет теорию Дарвина, а не заменяет и не опровергает ее. Американец Питер Вейль в своей книге «Введение в океанографию» (1970), развивая идеи Дели, пришел к выводу о том, что все современные коралловые рифы возникли около 6 000 лет назад, когда таяние ледников прекратилось. Поскольку, судя по данным, которых располагает наука сегодня, лед, накопившийся в последний ледниковый период, растаял за 9 000—10 000 лет, Вейль подсчитал, что уровень океана повысился примерно на 1 см в год. По мнению Вейля, скорость роста кораллового рифа не могла поспеть за повышением уровня Мирового океана, и потому все древние коралловые рифы утонули и теперь находятся значительно ниже глубины активного рифообразования. Во многих районах Мирового океана при помощи эхолота такие погруженные рифы действительно были обнаружены.

И все же Вейль оказался неправ. Дело в том, что бурение проводилось не только на Фунафути, но и на нескольких других атоллах. В 1951 году при подготовке ядерных взрывов на атолле Эниве-

ток (Маршалловы острова) Географическая служба США провела два бурения. На этот раз на глубинах 1 266 и 1 389 м был достигнут базальтовый слой.

Расчеты показали, что риф, давший начало атоллу Эниветок, зародился в эоценовое время, т. е. около 60 миллионов лет назад. Очевидно, что в течение всего этого времени океанское дно опускалось, а риф нарастал на вершине известнякового цоколя. В период таяния ледников кораллы успевали надстраивать верхнюю часть рифа, так что она все время находилась вблизи поверхности океана — в противном случае атолл превратился бы в подводную гору. Бурение на пяти других коралловых островах (Ките-Дайте-Дзима, Хирон, Майклмас, Мидуэй и Бикини) хотя и не достигло фундамента коренных пород, но подтвердило представления о большой мощности рифовых известняков. Таким образом, теория Дарвина, который при жизни мечтал о бурении на рифах, получила убедительное фактическое подтверждение, а последующие исследования лишь уточняют и конкретизируют дарвиновскую концепцию.



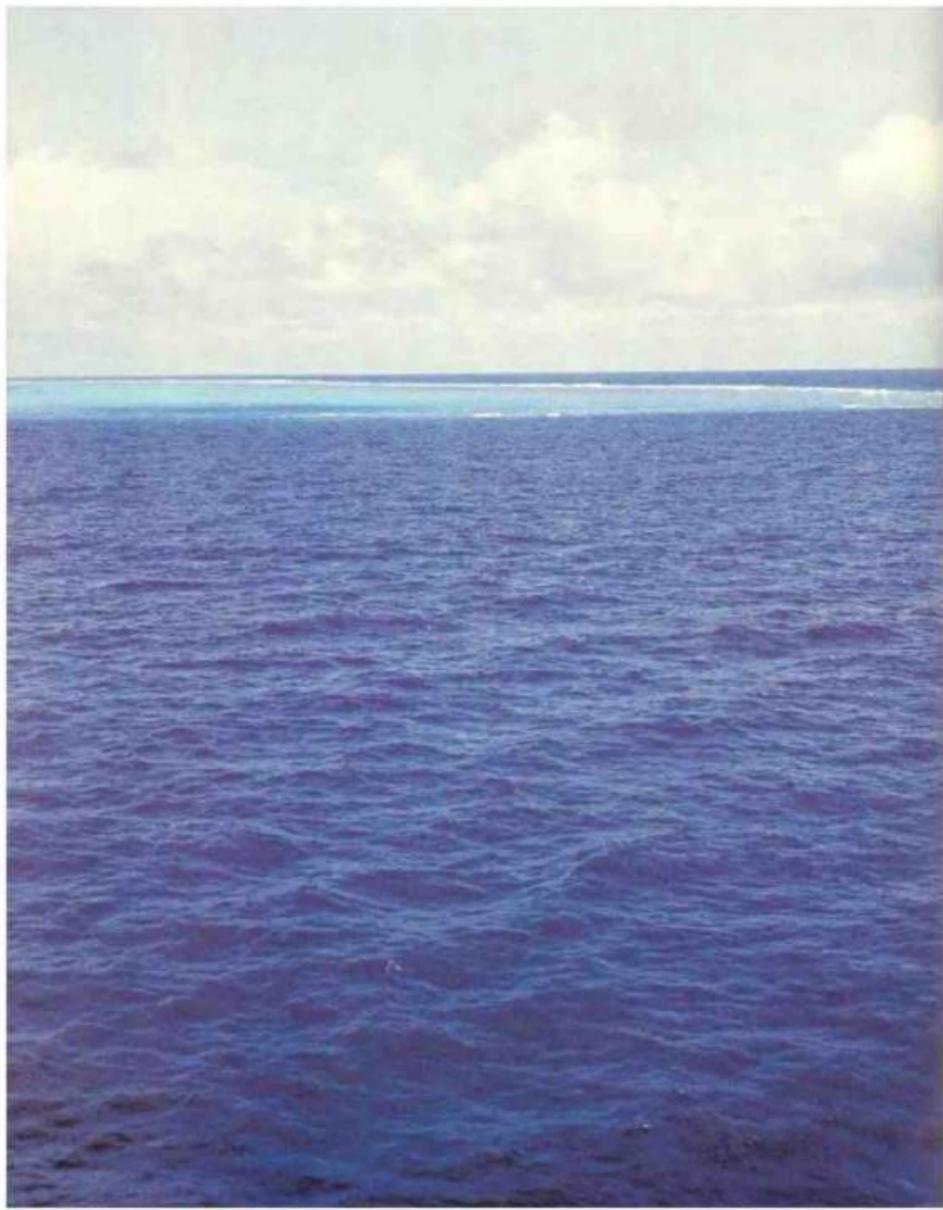
4. ЖИЗНЬ НА РИФЕ

С борта идущего судна коралловые рифы выглядят как далекая-далекая снежно-белая гряда бурунов над сапфировой поверхностью моря. Когда подходишь к обнажившемуся в отлив рифу со стороны берега, сперва нога ступает по скользким от водорослей плитам известняка, по побуревшим бесформенным обломкам кораллов. Картина мертвой зоны рифовой платформы вовсе не радует глаз. Наконец начинают попадаться первые живые кораллы. Это шаровидные и комковатые буро-зеленые колонии с тусклой бирюзовой слизью внутри ячеек кораллитов. В заполненных прозрачной водой лужах лежат на дне охристые грибовидные кораллы, похожие на перевернутые пластинками вверх шляпки старых сыроежек. Кое-где в такой литоральной ванне можно видеть ветвистые кораллы, но и они не отличаются яркостью расцветки. Все совершенно неподвижно, не видно никаких обитателей моря — на непосвященного наблюдателя живая зона риффлета производит такое же безжизненное впечатление, что и Мертвая. Правда, впереди, когда очередной вал склынет за край гребня, можно различить фантастические очертания зубчатых, шипастых, ветвящихся и плоских, как круглый стол, кораллов, но там непрерывно с грохотом разбиваются мощные волны паката, угрожая смыть в море неосторожно го исследователя или швырнуть его на колючий рифовый бастион. В районе внешнего края прибойного рифа море редко бывает спокойным. Если посчастливится попасть на риф в такой удачный момент или же найти защищенный от волн участок и, надев маску, заглянуть вниз, перед глазами предстанет чарующая картина, которая никого не оставит равнодушным.

Каждый, кто своими глазами видел подводный мир кораллового рифа, невольно сравнивает его с роскошным сказочным цветущим садом. Густые заросли зеленых, желтых, кофейных, сиреневых и розовых кустов окаймляют гроты, по стенам которых лепятся во

98. Кораллы дают приют всем обитателям рифа.

Corals give a shelter to all the reef scullers.



много этажей кораллы самой причудливой формы. Они то похожи на кубки, то на грибы-трутовики, то на грозди мелких красных плодов, то застилают и обволакивают колонны клетчатым буро-зеленым ковром. С потолка свешиваются фиолетовые ветви гидрокораллов и киноварные, похожие на друзы кристаллов багряные кораллы, или тубастреи.

В отличие от наземных садов ветви здесь не колышутся, не шевелятся ни одна самая тоненькая веточка. Незыблемость этого застывшего подводного царства нарушается только суетой коралловых рыбок. Их пестрые стайки постоянно держатся вблизи кораллов, с которыми связана вся их жизнь.

Коралловые рыбы — категория чисто экологическая, так как они не составляют единой систематической группы, а относятся к нескольким отрядам и семействам. Их связывает вместе не только общность среды обитания, но зачастую и конвергентное морфологическое сходство, порожденное одинаковым образом жизни и питанием одними и теми же объектами — полипами рифообразующих кораллов. Впрочем, для части коралловых рыб пищей служат не полипы, а различные животные кораллового биоценоза. Разнообразие этих рыб необычайно велико, известно около 2 800 их видов. Причем в это число не входят мурены, акулы и ряд других рыб, также встречающихся на рифах, но не причисляемых к коралловым.

Одна из наиболее характерных особенностей большинства коралловых рыб — яркость и, как правило, пестрота окраски. Во многих случаях это криптическая, т. е. защитная, окраска. Действительно, на многоцветном фоне рифа серебристые или темные одноцветные рыбы были бы слишком заметны. Некоторые коралловые рыбы имеют расчленяющую расцветку. Чередование широких темных полос со светлыми или наличие крупных пятен неправильной формы до неузнаваемости искажают контур их тела. Хищник видит перед собой лишь яркие пятна, которые ничем не напоминают жертву и потому не вызывают у него реакции нападения.

Ряд ядовитых коралловых рыб имеет предупреждающую окраску. Такова крылатка зебра (*Pterois volitans*), о которой еще будет речь в главе об ядовитых и опасных для человека рифовых животных. При встрече с потенциальной опасностью крылатка быстро поворачивается в сторону противника, демонстрируя широко расположенные красно-белые полосатые плавники.

Весьма яркая (оранжевая и красная, с одной или несколькими

99. Так выглядит коралловая отмель с борта судна.

The coral shallow as seen from broad ship.

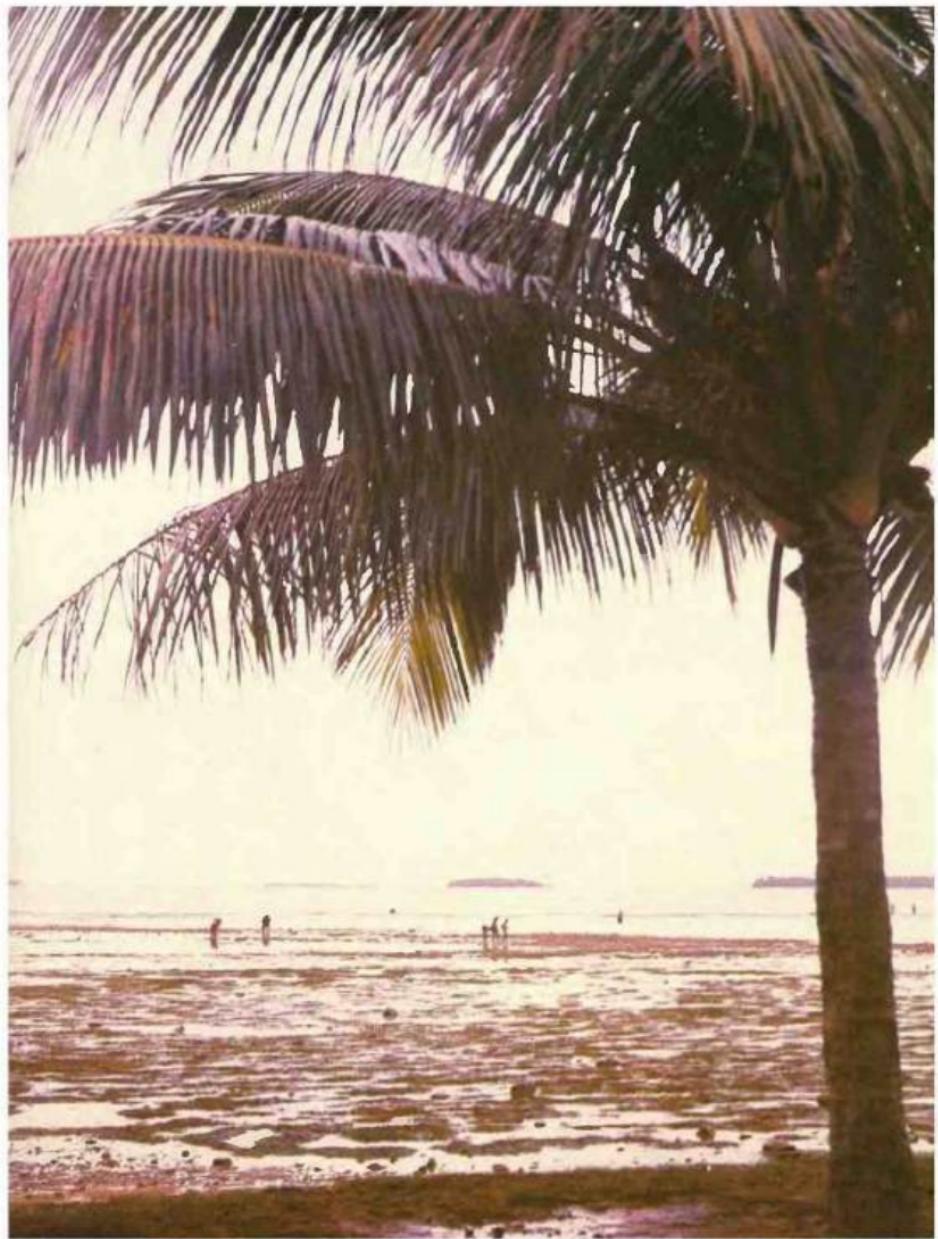
белыми полосами) расцветка амфирионов (*Amphiprion*) преследует одновременно две цели. Совершенно очевидно расчленяющее значение широких поперечных белых полос, обычно к тому же окаймленных тонкими голубыми линиями. Благодаря им и без того небольшие рыбки (они достигают в длину всего нескольких сантиметров) кажутся скоплением маленьких красных пятнышек. Кроме защитного значения, эта же окраска играет большую роль при распознавании особей своего вида.

Амфирионы всегда живут в симбиозе с актиниями. Так как на рифе постоянно ощущается нехватка актиний-хозяев для многочисленного потомства амфирионов, возникает острая межвидовая конкуренция. Если данную актинию облюбовали рыбки одного из 27 известных видов этого рода, то она становится недоступной для особей любого другого вида. Нам много раз приходилось наблюдать, как решительно маленькие хозяева отстаивают свои права. Стоит какому-либо бездомному амфириону другого вида или молодому дасциллусу приблизиться к актинии, как навстречу ему выскакивает все население морского анемона и дружно прогоняет пришельца. Однако особи того же вида, заметив среди шупалец актинии своих собратьев, спокойно устремляются к ним. Есть все основания предполагать, что уверенность им придает хорошо заметная издали характерная расцветка «законных» владельцев актинии.

В биологии амфирионов имеется одна примечательная особенность, природа которой долгое время истолковывалась совершенно неверно: коралловые рыбки этого рода как будто застрахованы от воздействия стрекательных клеток актиний. Они не только могут жить среди шупалец морского анемона, но даже проникать в его гастральную полость. Любая другая рыба такой же величины при соприкосновении со шупальцами актинии получает смертельное поражение, после чего втягивается в гастральную полость полипа, где и переваривается. Уже давно было замечено, что тело амфириона покрыто толстым слоем слизи, которой и приписывали защитные свойства. Эта версия, высказанная еще в прошлом веке, переписывалась из книги в книгу, не подвергаясь экспериментальной проверке.

Как показали новейшие исследования, механизм защиты амфирионов от воздействия стрекательных клеток хозяина оказался гораздо более сложным. Дело в том, что выстреливание стрекательной нити, находящейся в крапивных клетках кишечнополостных,

100. Прибрежная мертвая зона риф-флета.
The coastal lifeless zone of the reef-flat.





может произойти в результате любого механического раздражения, в том числе и от случайного соприкосновения собственных щупалец животного друг с другом. Чтобы этого не происходило, в щупальцах актинии вырабатывается особое вещество — ингибитор, тормозящее реакцию выстреливания. Эксперименты с применением методики меченых атомов показали, что амфирионы накапливают ингибитор из щупалец актинии в своей слизи, после чего могут без всякого риска прятаться среди них от любого преследователя.

Каждый, кто видел амфирионов в природе или на экране, несомненно, обратил внимание на характерное поведение этих рыбок. Они постоянно как бы купаются в самой гуще щупалец, трется о них то одним, то другим боком. Оказалось, что подобные движения способствуют накоплению в слизи, покрывающей рыбку, противоядия от воздействия крапивных клеток хозяина. Если амфириона некоторое время держать отдельно от актинии, он утрачивает свой иммунитет, хотя толщина слизи, покрывающей его тело, при этом нисколько не уменьшается. После долгой разлуки с хозяином амфирион подступает к нему с крайней осторожностью и вначале лишь едва касается своими боками кончиков щупалец актинии. По мере накопления ингибитора он становится все более смелым и, наконец, забирается в самую гущу щупалец. Химическая природа ингибитора специфична для каждого вида актиний, поэтому при перемене вида хозяина рыбам приходится приобретать иммунитет заново. Обычно амфирионы сожительствуют с крупными рифовыми актиниями из родов стойхактис (*Stoichactis*) и радиантус (*Radianthus*).

Все пространство рифа, занятное ветвистыми кораллами, представляет собой прекрасное убежище для коралловых рыб, которые обычно держатся неподалеку от зарослей и скрываются в них в случае опасности. Так как коралловые «сады» и «леса» отличаются полной неподвижностью, любой подвижный предмет вызывает у коралловых рыб реакцию бегства. Они ловко скользят между ветвями, все дальше уходя от преследования. Никакой крупный хищник, появившийся вблизи рифа, не рискнет преследовать добычу среди колючих заграждений из кораллов.

101. Густые заросли разноцветных кораллов напоминают роскошный сад.

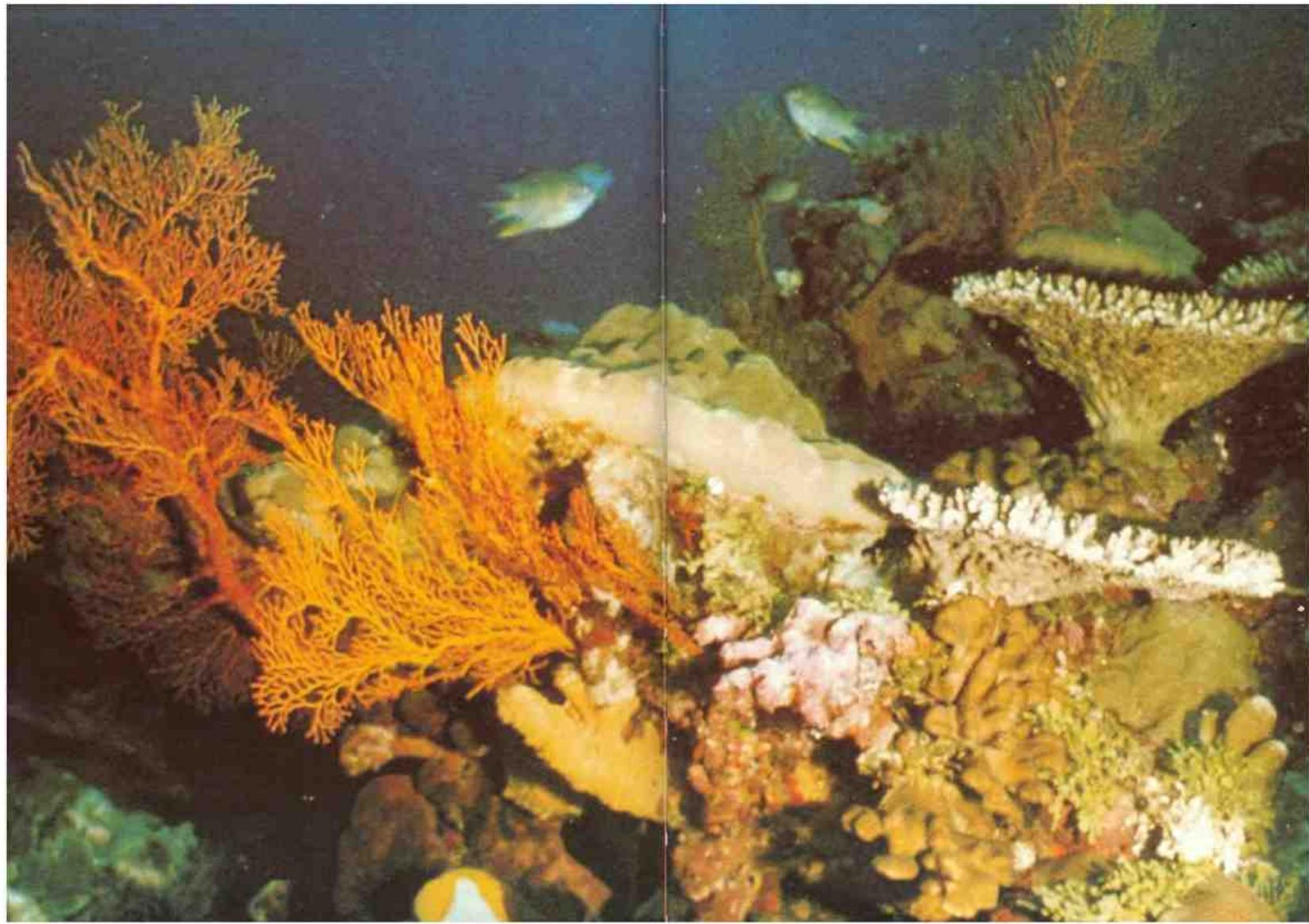
The dense growth of many-coloured corals resembles a luxuriant garden.

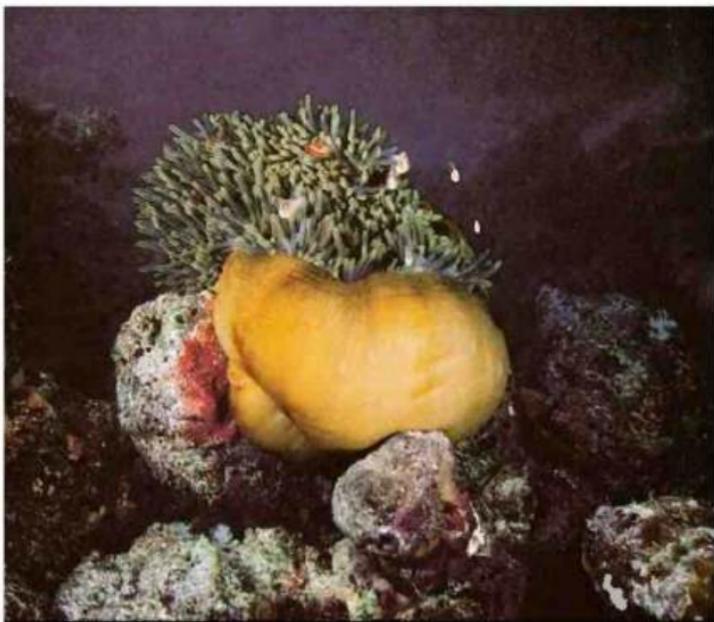
102. Семья дасциллусов и облюбованный ею куст коралла стиллофора.

The *Dascyllus* fish family chose to stay near *Stilophora* coral bunch.

103. На глубине мир кораллов неподвижен.

The coral kingdom is calm at depth. ▶





Выше уже упоминались коралловые рыбы дасциллусы (*Dascyllus*), молодь которых, подобно амфирионам, сожительствует в синбиозе с актиниями. Взрослые рыбы живут группами в зарослях ветвистых кораллов, причем редко уходят от них более чем на метр. Инстинкт самосохранения, заставляющий дасциллусов прятаться от опасности в колонии коралла, иногда служит причиной их гибели. При извлечении колонии из воды рыбки не покидают ее, а лишь глубже забираются в гущу ветвей. Дасциллусы относятся к самым дешевым коралловым рыбкам, продающимся в зоологических магазинах тропических стран, так как ловля этих рыб не представляет особых затруднений и всегда успешна.

Весьма интересна социальная структура семьи дасциллусов. Она состоит из одного сильного самца (изредка их бывает два-три) и целого гарема самок. Самец охраняет границы своего участка (как правило, это бывает отдельная колония кораллов) от других самцов и прячет самок в глубину зарослей. Поскольку колония может обеспечить надежное убежище и прокорм лишь ограниченному числу рыб, ее размерами обычно и лимитируется количество самок в гареме. «Лишние» рыбы, в первую очередь слабые самцы, изгоняются на периферию колонии, где они легко могут стать жертвой хищника. Размножение происходит круглый год, причем охрану икры берет на себя самец.

У коралловых рыб-попугаев (*Scaridae*) зубы сгиваются, образуя подобие клюва, которым они обламывают веточки кораллов и дробят раковины моллюсков. Питаются они также водорослевым налетом, покрывающим отмершие коралловые ветви. Многие рыбы-попугаи в течение жизни несколько раз меняют окраску. Моло-

104—105. Актинии и амфирионы.
Sea anemones and *Amphiprion* fishes.

106. Рыба-ангел *Pygoplites diacanthus*.
Fish *Pygoplites diacanthus*. ▶

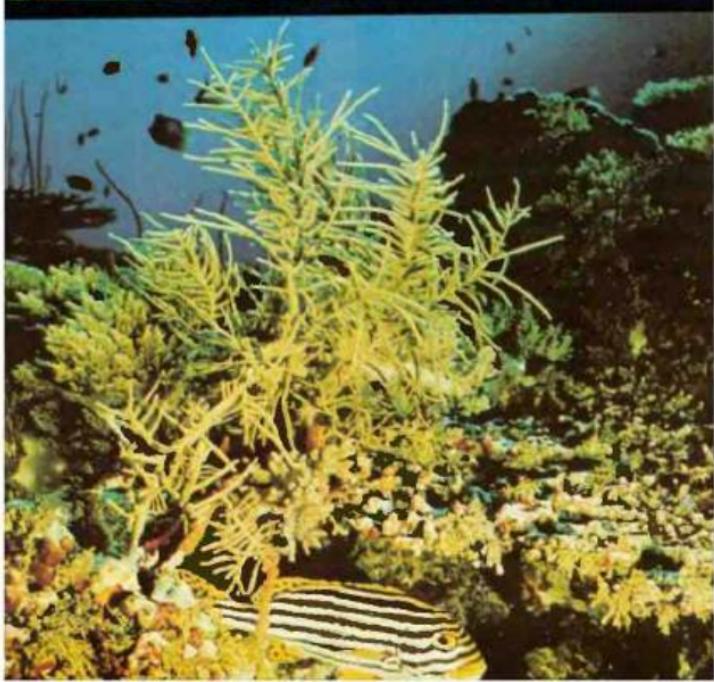
107. Императорский помакант *Pomacanthus imperator*.
Fish *Pomacanthus imperator*. ▶

108. Тонкие и длинные рифовые угри *Gorgasius sillneri* живут в норах, из которых высываются на $\frac{1}{3}$ своей длины. Повернув голову навстречу течению, эти рыбы ловят различных проплывающих мимо планктонных животных. В случае опасности морской угорь молниеносно скрывается в своей норе.

Thin and long reef eels *Gorgasius sillneri* live in burrows from where they show themselves up to two thirds of their length. With its head against the current, the fish catches plankters swimming by. When startled, the eel hides into the burrow in the twinkling of an eye. ▶

109. Молодой полосатый сладкогуб *Plectrohynchus lineatus*.
The young fish *Plectrohynchus lineatus*. ▶





дые особи обычно однотонные или полосатые, неполовозрелые экземпляры чаще всего окрашены в коричневые или красноватые тона, у взрослых преобладает желтая, красная и сине-зеленая расцветки, последняя наиболее характерна для самцов. Возрастное различие в окраске рыб-попугаев стало известно сравнительно недавно, прежде молодых рыб нередко описывали в качестве самостоятельных видов.

Коралловые рыбы-бабочки (*Chaetodontidae*), так же как и настоящие тропические дневные бабочки и некоторые экзотические птицы, несомненно, относятся к самым пестрым и ярко окрашенным животным нашей планеты. Фантастическое разнообразие расцветок в сочетании с причудливым расположением пятен и полос придает рыбам-бабочкам сходство с рисунками художников-футуристов. Форма и расцветка этих рыб кажутся настолько неправдоподобными, что вводят в заблуждение даже специалистов-зоологов. Некоторые кадры цветного фильма, снятого нами во время экспедиции в Океанию и демонстрировавшегося при научном отчете, были восприняты частью аудитории как ловко смонтированная в фильм мультипликация, настолько искусственными казались мелькающие на экране рыбы-бабочки.

Все 150 видов рыб этого семейства распространены только в тропической зоне океана. Держатся они исключительно на мелководе и наиболее характерны для биоценоза кораллового рифа.

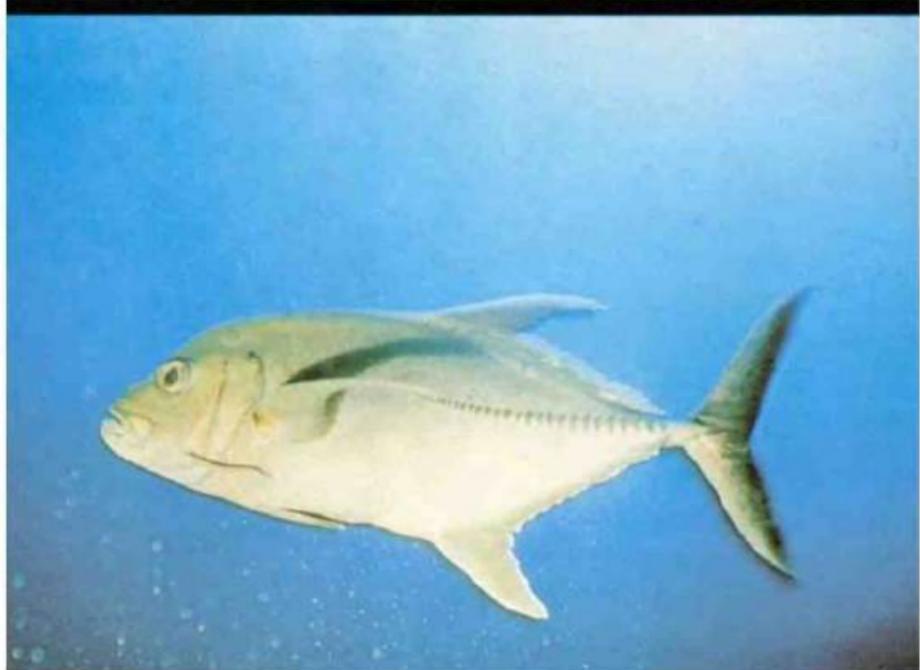
Кроме нескольких родов собственно рыб-бабочек (*Forcipiger*, *Holacanthus* и др.), к этому семейству относятся также кабубы, или вымпельные рыбы (*Heiochus*), щетинозубы (*Chaetodon*) и рыбы-ангелы (*Pomacanthus*, *Centropyge*, *Rygodon*). Последние бывают иногда довольно крупными — до 60 см в длину.

Рыбы-бабочки питаются как полипами кораллов, так и мелкими обитателями их колоний, которых они ловко вытаскивают с помощью вытянутых в длинную трубку сросшихся челюстей. Многие представители этого семейства, особенно крупные рыбы-ангелы, держатся поодиночке. Пестрая расчленяющая расцветка искажает контуры их тела и таким образом служит хорошей маскировкой. Вместе с тем демонстрация ярких пятен и полос служит предупре-

110. Проголодавшаяся коралловая рыба выгрызла крепкими зубами мягкие ткани коралла *Porites lutea*, обнажив белый скелет колонии. Вероятно, этот коралл не первый раз подвергся нападению: кое-где на его поверхности видны следы старых зарубцевавшихся ран.

A hungry coral fish has gnawed out with its strong teeth the soft tissues of the coral *Porites lutea* till the white skeleton of colony. Judging from the cicatrized wound signs here and there on the surface of coral, it seems to be assaulted more than once.





ждением особям своего вида о том, что участок занят. Своих сородичей рыба-ангел незамедлительно изгоняет за пределы освоенного ею пространства рифа, но к представителям других видов относится вполне терпимо.

Очень тесна экологическая связь с коралловыми рифами и у некоторых представителей семейства единороговых (*Monoacanthidae*). Эти рыбы не только находят убежище в зарослях, но и пытаются исключительно полипами рифообразующих кораллов. С помощью крупных крепких зубов на маленьких челюстях единороги (*Monoacanthus*) обкусывают ветви, тщательно перемалывают известняк и проглатывают ее вместе с мягкими тканями. В случае опасности рыба скрывается в излюбленном убежище и упирается шипом (сильно развитым лучом спинного плавника) в выросты коралла или в стенки полости рифа. Кстати сказать, именно благодаря этому большому шипу рыбы и получили свое название — единороги.

Все рыбы, пытающиеся полипами рифообразующих кораллов, вынуждены перерабатывать в своем пищеварительном тракте большое количество известняка, так как вес питательных мягких тканей кораллов составляет ничтожный процент от веса их несъедобного известкового скелета. На рифе всегда легко обнаружить следы кормления коралловых рыб — шрамы и рубцы на колониях, обголоченные и обкусанные ветки. Наблюдая за коралловыми рыбами в природе, невольно обращаешь внимание на непрерывно извергающие ими струйки белого песка, который составляет основную массу фекалий. Таким образом, эти рыбы не только повреждают кораллы, но и играют значительную роль в образовании осадочной породы — кораллового песка.

Физиология пищеварения коралловых рыб пока еще совсем не изучена, между тем она должна сильно отличаться от таковой большинства других животных. Дело в том, что гидролиз некоторых белков лучше всего происходит в кислой среде, почему в состав желудочного сока и входит соляная кислота. Однако совершенно очевидно, что для коралловых рыб наличие этого активного химического вещества в пищеварительном тракте было бы губительным. Соляная кислота, взаимодействуя с известняком, образует большое количество углекислого газа, который раздувал бы тело рыбы. Так

111. Пара точечных гатеринов *Plectrohynchus puctatissimus* обходит свои владения.

Two fishes *Plectrohynchus puctatissimus* are inspecting their habitat.

112. Большой каранкс *Caranx hippos* нередко достигает метровой длины и 20 кг веса.

Caranx hippos often reaches up to 1 m in length and 20 kg in weight.

как этого не происходит, очевидно, что пищеварение у коралловых рыб проходит в нейтральной либо щелочной среде и часть белков ими не усваивается, а значит, они должны компенсировать это обстоятельство увеличением рациона. Действительно, коралловые рыбы большую часть времени заняты кормлением и перемалыванием своей грубой пищи.

На рифе обитает много других рыб, которые не причисляются к коралловым, но тем не менее также играют важную роль в коралловом биоценозе. Некоторые из них будут упомянуты ниже при описании тех животных, с которыми они непосредственно связаны. Из хищников здесь необходимо сказать несколько слов о муренах, акулах и групперах.

Мурены (*Muraenidae*) почти всегда присутствуют на рифе, хотя обнаружить их не так легко. Они скрываются в щелях и других укрытиях и в лучшем случае выставляют наружу голову с ошереной пастью, усаженной острыми, как бритва, зубами.

На рифах обитает несколько видов мурен, отличающихся друг от друга, в первую очередь, по расцветке. Преобладают темные рыбы с пятнами или одноцветные, но в песчаных лагунах встречаются почти белые мурены, которые за неимением другого укрытия зарываются в коралловый песок. Мурены подстерегают свою добычу в засаде, неожиданно набрасываясь на приближающихся рыб и крабов. Эти хищники вообще ведут оседлый образ жизни, выходя из своих убежищ лишь на время охоты. Взрослые мурены никогда не покидают риф, расселение же осуществляется на личиночной стадии. Пелагические личинки мурен, подобно личинкам родственных им угрей, разносятся морскими течениями.

Как с наружной стороны рифа, так и в лагунах почти всегда держатся акулы. Чаще других здесь можно видеть рифовую акулу (*Triakodon obesus*). Эти наиболее крупные (до 2 м в длину) представители семейства куньих акул (*Triakidae*) иногда буквально кишат в лагунах. Именно они помешали нам провести обследование поднятого атолла Гардинер (архипелаг Феникс). Стоило кому-либо из высадившихся на атолл войти в воду лагуны, как к нему со всех сторон устремлялись рифовые акулы.

Вблизи коралловых зарослей обитают также серые акулы двух видов — белоперая (*Carcharhinus albimarginatus*) и темноперая (*C. melanopterus*). Вполне вероятна встреча с крупной и, по-видимому, наиболее опасной для человека тигровой акулой (*Galeocerdo cuvier*).

113. Китайская рыба-свистулька *Aulostomum chinensis* плавает в такой странной позе.
Fish *Aulostomum chinensis* swims in this odd posture.





которая водится во всех тропических морях, но особенно многочисленна вблизи берегов, где она заходит на самые мелкие места.

В пещерах и туннелях рифа поодиночке укрываются крупные хищные груперы (*Epinephelus*). Они подстерегают свою жертву в засаде, лишь изредка покидая привычное убежище. Участники многих подводных экспедиций в тропические моря отмечают оседлый образ жизни этих рыб, которых можно изо дня в день видеть в одной и той же пещере или иной полости на рифе.

Кроме перечисленных рыб, характерных именно для биоценоза кораллового рифа, вблизи него, над ним (если риф погруженный) и в лагунах атоллов обитают типичные оксанические рыбы. Их обилие находится в обратно пропорциональной зависимости от степени замкнутости рифа, ограниченности его от океана. В лагунах поднятых атоллов число таких пелагических рыб минимально, в лагуны же нормальных атоллов через широкие проливы между островами кольца проникают не только стаи пелагических рыб и кальмаров, но даже усатые киты.

Все островитяне, особенно жители атоллов, постоянно испытывают дефицит в животных белках. Даже на таких крупных островах, как Новая Гвинея, охота и животноводство в прибрежных районах практически совершенно неразвиты. На атоллах в пищу употребляются даже крысы — единственные дикие млекопитающие, которые водятся там. Все остальные белки животного происхождения островитянам дает риф. Особенно большое значение имеет рыболовство.

Поскольку на рифе невозможно использовать сети и удочки, рыбу здесь промышляют копьями или стреляя в нее из лука. Для лучения делают стрелы с несколькими остриями — так легче попасть в цель. В лагунах атоллов ловят рыбу, выкладывая на дне сложную систему запруд из обломков кораллов. Зайдя в такой лабиринт во время высокого стояния воды, рыба уже не может выбраться из него и при отливе остается на осушке.

114. Время от времени над рифом стремительно проплосится стая серебристых цезно *Cesio sp.*

A school of silver fishes *Cesio sp.* rushes over the reef from time to time.

115. Австралийский желтохвост *Seriola grandis* — одна из ценных промысловых рифовых рыб.

The australian yellowtail *Seriola grandis* is a valuable food fish on reefs.

116. Риф поставляет местному населению вкусную и здоровую пищу.

Reef is a source of delicious and wholesome food for natives. ▷

117. Папуас из деревни Бонга с уловом.

A Papuan from Bonga Village with his catch. ▷





Среди активного, подвижного населения кораллового рифа видную роль играют различные ракообразные. Здесь водятся лангусты нескольких видов, достигающие в длину 20 см, а в отдельных случаях и полуметра. Как и всякие другие крупные хищники, они редко бывают многочисленны. Днем лангуст прячется под нависающими колониями кораллов, в различных пещерах и щелях. Яркие светлые желтоватые и красноватые пятна на общем зеленом или голубом фоне делают его мало заметным среди пестрых коралловых колоний. Питается этот крупный рак различной животной пищей, главным образом моллюсками, которых днем находит прямо в своем укрытии, а по ночам охотится на прогалинах между кустами кораллов и на поверхности рифа.

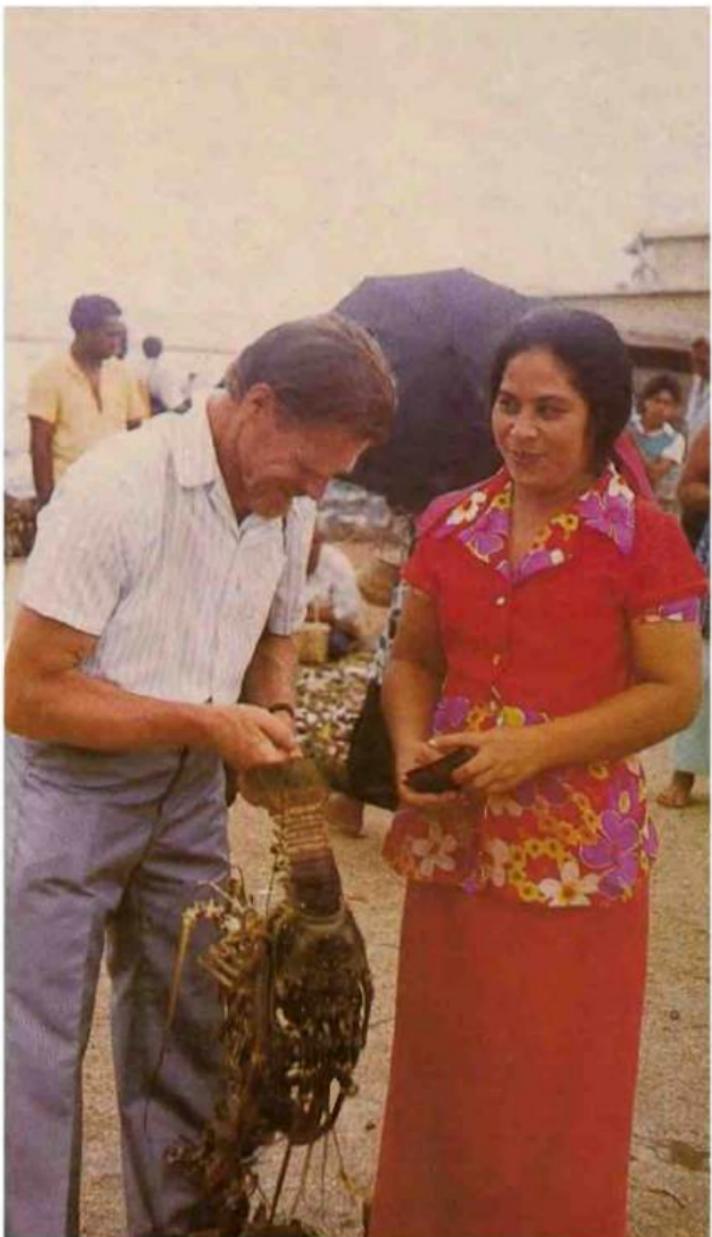
Добыча лангустов требует большого искусства — эти животные крайне осторожны. Лангуст медленно бродит по дну на тонких ногах, а при малейшей опасности мгновенно исчезает в ближайшем укрытии, подгребая под себя воду мощным хвостовым плавником, как это делают почти все длиннохвостые десятиногие раки.

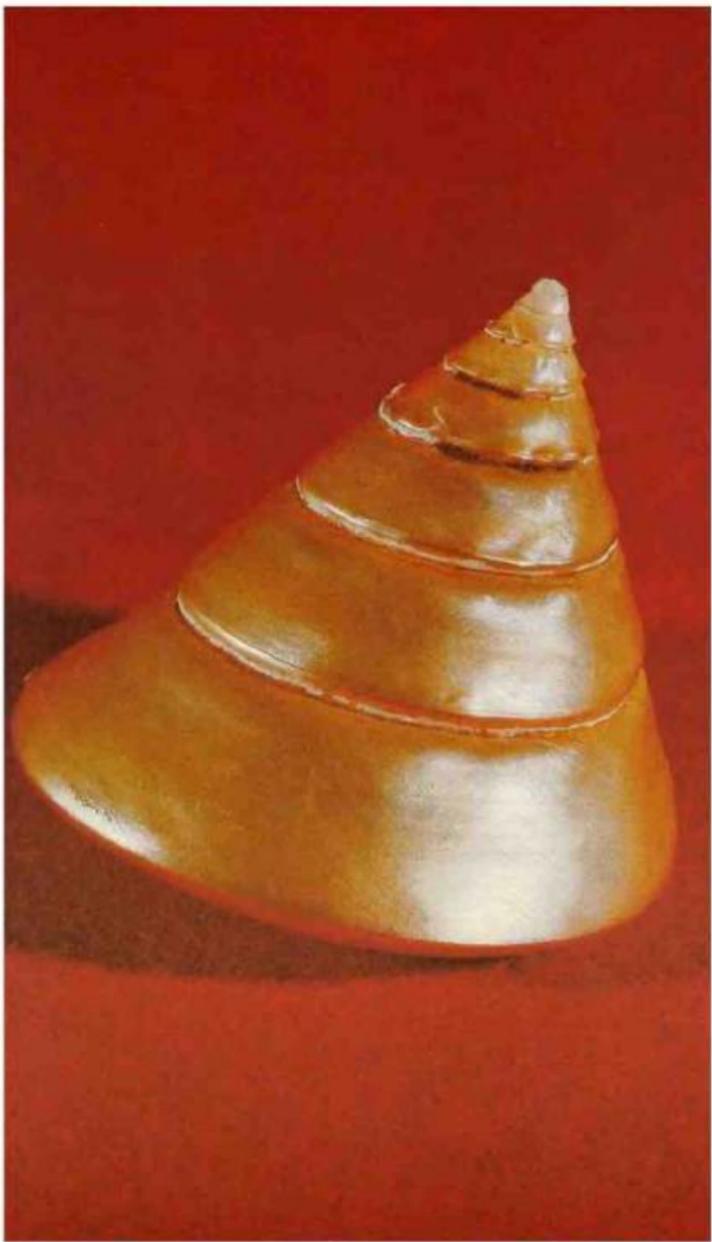
На любом участке кораллового рифа — от песчаного пляжа на берегу до внешнего склона — можно видеть крабов. Их здесь великое множество, и каждому горизонту соответствуют свои виды.

В пределах мертвой зоны риф-флета среди побуревших темных обломков кораллов и на таких же останцах, образующихся в результате эрозии коралловых плит, находят себе убежище и пропитание темные крабы, среди которых наиболее примечательны крупные грapsусы (*Grapsus grapsus*). С расстояния нескольких метров можно наблюдать, как эти черно-зеленые крабы греются на солнце и не спеша, боком передвигаются по нагромождениям известковых обломков. При этом они внимательно следят за происходящим вокруг и в случае опасности немедленно скрываются в ближайшие щели. Несмотря на сравнительно крупные размеры (ширина панциря 6—8 см), благодаря чрезвычайно плоскому телу и таким же плоским конечностям краб может пролезть в самые узкие щели между двумя коралловыми плитами, где чувствует себя в полной безопасности. Во время работы на рифах нам нередко приходилось видеть целые шеренги грапсусов, сидящих вдоль длинной щели, причем ни один из них даже не пытался уйти по дальше в глубь убежища. Во время отлива за грапсусами охотятся некоторые морские птицы, а во время прилива — мурены и другие хищные рыбы.

118. Рифовые лангусты *Palinurus versicolor* — излюбленное лакомство как аборигенов, так и гостей коралловых островов.

Reef lobsters, *Palinurus versicolor*, ate a pet dainty for natives, as well as for visitors to coral islands.





В литоральных ваннах риф-флита при отливе остаются крабы-плавуны (*Thalamita*). Последние членики задней пары ног краба-плавуна уплощены и служат гребными лопастями. По дну эти крабы бродят довольно медленно, но плавают весьма быстро. Плавуны никогда не остаются на обсохшей части рифа.

Среди коралловых колоний прибойной части рифа, т.е. на его гребне и со стороны внешнего склона, обитают небольшие (не крупнее куриного яйца) крабы нескольких родов. Все они имеют коричневатую или красноватую окраску, овальную форму тела, толстые короткие сильные лапы. На поверхности рифа этих крабов никогда не увишишь: они постоянно сидят в подходящих по размеру полостях, прочно упираясь в стенки лапами, чтобы их не смыво прибоем. Ерифия (*Eriphia laevigata*) и атергатис (*Atergatis osuciae*) имеют гладкий панцирь, а у многобугорчатой актеи (*Aktaea polyacantha*) все тело и наружная сторона клешней сплошь покрыты мелкими бугорками, с помощью которых краб надежно фиксируется в убежище. Там, где другие крабы не в силах противостоять прибою, живут одни лишь многобугорчатые актеи.

Повсюду на рифе, кроме самых прибойных участков, непременно попадаются раки-отшельники самых разных видов, приспособившиеся поселяться в раковинах брюхоногих моллюсков. Раки-отшельники питаются преимущественно мертвыми животными, различными остатками животного и растительного происхождения. Наличие на рифе большого количества этих ракообразных с достаточной очевидностью свидетельствует о неблагополучном состоянии биоценоза. На рифах вблизи населенных пунктов, загрязненных бытовыми отходами или нефтепродуктами, видовое разнообразие и численность рыб, крабов, моллюсков и большинства иглокожих всегда бывают резко снижены, но раки-отшельники встречаются в изобилии.

Высокая плотность населения на рифе стала одной из причин проникновения рифовой фауны на сушу, где почти не было конкурентов. В завоевании наземной среды обитания наиболее преуспели типично морские по происхождению ракообразные — раки-отшельники и крабы.

Выше уровня прилива в коралловом песке роют свои норки крабы-привидения (*Ocyopoda*). Обычно они более активны ночью, когда бродят по берегу в поисках пищи, но нередко можно видеть та-

119. Непонятно, откуда произошло название этого крупного моллюска — нильский трохус *Trochus niloticus*. Моллюск этого никогда не встречается в пресных водах и живет на коралловых рифах далеко от Африки.

The origin of the name of this large mollusc, *Trochus niloticus*, is a mystery — the mollusc is never met in fresh waters and lives on coral reefs far from Africa.



кого краба и днем. Стоя на вытянутых ногах, краб-привидение отбрасывает на песок заметную издали черную тень, которая и выдаст присутствие животного. Сам краб совершенно белый. Припадая к песку в момент опасности, он идеально сливается с фоном пляжа. Однако чаще всего, не полагаясь на маскировку, в случае тревоги он спасается бегством. Развивая невероятную скорость, краб-привидение стремительно несется по пляжу и с разбегу бросается в воду. Остановившись на мелком месте, он выставляет из воды длинные глазные стебельки и с помощью этого подобия перископа наблюдает за обстановкой. Самые жаркие полуденные часы краб-привидение проводит на суше, в глубокой почти вертикальной норке, дно которой достигает грунтовой соленой воды. Пищу его составляют различные остатки растительного и животного происхождения, выброшенные с рифа на пляж.

Повсюду на берегах тропических морей в достаточном удалении от воды, обычно в зарослях прибрежных растений, обитают наземные раки-отшельники ценобиты (*Coenobita*), относящиеся к нескольким видам. Особенно многочисленны они на атоллах, где нет конкурентов со стороны исконно наземной фауны. К отдаленным потомкам раков-отшельников, несомненно, относится и знаменитый пальмовый вор (*Birgus latro*), крупный наземный рак, который недавно был широко распространен по всем тропическим островам Тихого океана, но теперь стал довольно редким, поскольку человек активно преследует его. Дальше всех от берега моря уходят наземные крабы (*Carisoma*). На острове Вила в архипелаге Новые Гебриды эти крабы попадались нам на шоссе в десятке километров от океана и на высоте нескольких сот метров над уровнем моря. И ценобиты, и пальмовый вор, и наземные крабы ежегодно уходят для размножения в море, в морской воде живут и их личинки.

Широко известно, что собственно наземная фауна коралловых островов чрезвычайно бедна — лишь на немногих крупных атоллах есть одичавшие домашние свиньи. Крысы, встречающиеся почти повсеместно, несомненно, попали на атоллы вместе с человеком. Ящерицы, мелкие наземные моллюски (*Achatinella*, *Pariula* и др.)

120. Из таких раковин изготавливают на рифах украшения.

Such shells are used on reefs for making adornment.

121. Выросты раковины позволяют мурексу (*Murex*) цепляться за неровности на рифе.

With the protruding parts of its shell the murex can seize the reef roughness. ▷

122. Выставка раковин тридакны для продажи. Острова Тонга.

Tridacna shells are exhibited for sale (Tonga Islands). ▷





занесены на плавающих стволах деревьев, летающие насекомые (стрекозы, бабочки) попали сюда по воздуху. Таким образом, на коралловых островах основное ядро наземной фауны имеет рифовое происхождение — все это выходцы из моря, не потерявшее еще окончательно связи со средой своих отдаленных предков.

На коралловых рифах встречается не менее 6 000 видов моллюсков, главным образом из классов брюхоногих и пластинчатожаберных. Головоногие представлены несколькими видами небольших осьминогов, правда, они встречаются здесь редко. Кальмары, проходящие в своих миграциях над коралловыми банками и проникающие в лагуны больших атоллов, экологически с рифами почти не связаны. Боконервные моллюски, обитающие преимущественно внутри колонии кораллов, относятся к экологической группировке кораллобионтов и будут рассмотрены в следующей главе.

Биологию коралловых моллюсков специально изучал советский зоолог О. А. Скарлато (1960). Он выявил их основные экологические группировки и проследил четкую виловую приуроченность к определенным зонам рифа.

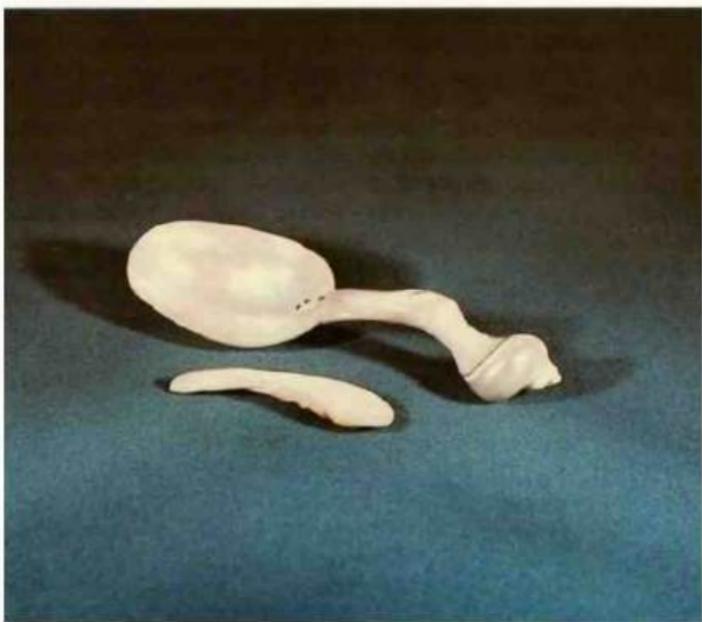
Виды, обитающие в прибойной зоне, обычно отличаются сравнительно крупными размерами и очень прочной раковиной. Из брюхоногих для этой части рифа наиболее типичны представители родов трохус (*Trochus*), мурекс (*Murex*) и турбо (*Turbo*). Они прочно укрепляются на субстрате всей поверхностью подошвы ноги, причем тело моллюска сверху прикрыто толстой тяжелой раковиной, из-под которой вперед выдаются лишь кончики щупалец. Селятся эти моллюски преимущественно в разного рода углублениях на поверхности рифа, что позволяет им противостоять ударам волн. Если моллюск все же будет оторван от субстрата, то он скатывается вниз по склону, при этом толстая раковина прекрасно защищает тело животного от ударов и повреждений об острые края кораллов. Потревоженный трохус очень глубоко втягивается внутрь раковины, так что через устьевое отверстие не видна даже его роговая крылечка. Тело турбо в сокращенном состоянии едва вмещается в раковину, но яхол в нее моллюск запирает массивной полусферической известковой крылечкой. У наиболее крупного представителя рода — мраморного турбо (*Turbo marmoratus*) толщина раковины достигает 2 см, а масса крылечки доходит до 200 г.

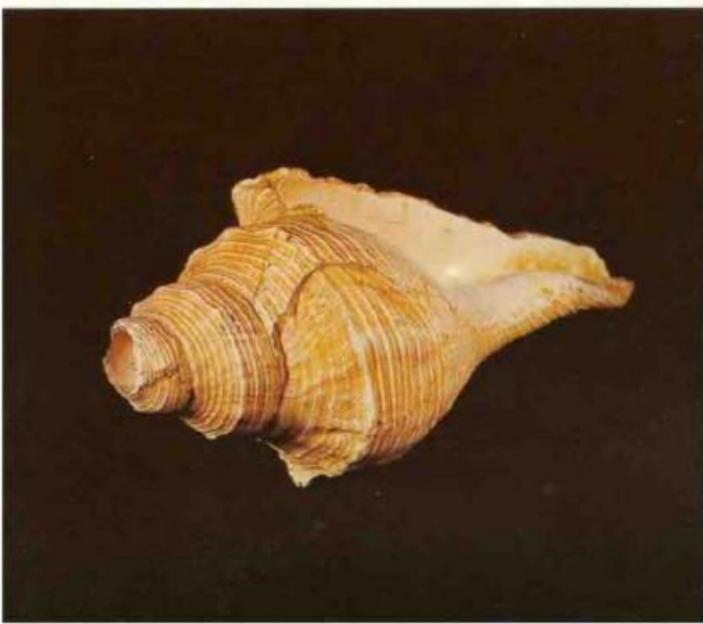
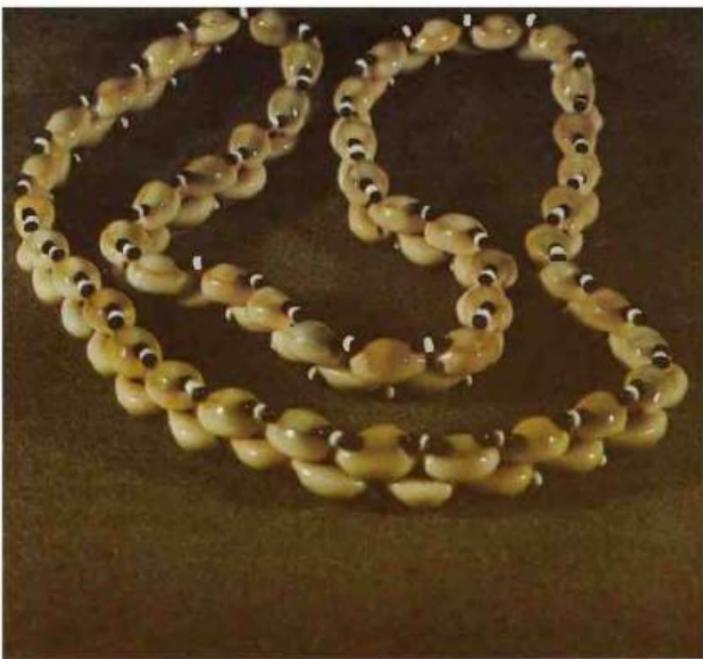
123. Ципрен *Cypraea* spp. и овалы *Ovula ovum*.

Shells of molluscs *Cypraea* spp. and *Ovula ovum*.

124. Эти ложки изготовлены из раковин моллюсков.

These spoons are made of molluscan shells.





Все турбо и трохусы питаются растительной пищей, преимущественно водорослевым налетом, который они сосабливают с поверхности субстрата. Этим моллюски до известной степени способствуют замене одних рифообразующих форм другими, так как освобожденные от водорослей участки вскоре занимают кораллы.

Редкий пример прирастающего к субстрату брюхоногого моллюска представляет собой верметус (*Vermetus magnus*). Эта уникальная особенность безусловно связана с обитанием в прибойной зоне. Раковина верметуса не закручена в спираль, а имеет вид неправильно изогнутой длинной конической трубы. У молодых моллюсков раковина по всей длине срастается с субстратом, а у старых особей обрастает со всех сторон кораллом или известковыми корковыми водорослями, так что снаружи остается только устье. В строении раковины и положении животного на рифе усматривается очень большое конвергентное сходство с обитающими здесь же многощетинковыми червями из группы серпулид (*Serpulidae*). Поскольку моллюск утратил способности к передвижению, для улавливания пищи он расставляет особые сети из выделяемой им слизи и периодически проглатывает слизистую завесу вместе с прилипшими к ней мелкими планктонными организмами.

Из крупных хищных моллюсков необходимо отметить тритона (*Charonia tritonis*), который держится хотя и не на самых прибойных участках, но все же в местах с достаточно выраженной турбулентностью. Тритон питается различной животной пищей, его излюбленная добыча — морские звезды, в том числе и завоевавший печальную славу терновый венец (*Acanthaster planci*).

У подножия внешнего склона на песчаных прогалинах в толще рыхлого грунта обитают довольно редкие, но очень крупные шлемовидные улитки (*Cassis*). Раковина моллюска почти целиком скрыта в толще грунта, и наружу выступает лишь один из ее верхних тупых отростков. По наблюдениям И. Н. Будника (1980), один из этих хищников, а именно рогатый кассис (*Cassis cornutus*), питается живущими в песке неправильными морскими ежами.

Некоторые двустворчатые моллюски прибойной зоны рифа подобно верметусам прирастают к субстрату. Таковы представители родов хама (*Chama*) и спондилус (*Spondylus*). Левая (реже правая)

125. Чтобы сделать такие бусы, каждую раковину нужно просверлить в двух местах.
To make such beds, each shell needs to be bored in two places.

126. Сигнальная труба из крупной раковины семифузуса.
Signal trumpet made of a large shell of the mollusc *Semiporus*.

массивная створка раковины прочно срастается с поверхностью рифа, тогда как другая служит крышечкой. Когда створки сомкнуты, моллюск может выдержать удары штормовых волн и легко переносит временное пересыхание в период спада воды в отлив.

Двустворчатый моллюск изогиомон (*Isognomon*) не срастается с субстратом, но очень прочно укрепляется на рифе благодаря особенностям роста. Раковина изогиомона не имеет строго постоянной формы, а разрастается в тех направлениях, в которых позволяет занятая моллюском щель. По мере роста раковина, подобно отливке в форме, заполняет все пространство щели, приобретая подчас самые причудливые очертания.

Маленькая, длиной всего в несколько сантиметров, шафранная тридакна (*Tridacna coccinea*), получившая свое название за ярко-желтый цвет внутренних краев раковины, целиком врастает в тело массивных колоний мадрепоровых кораллов. С внешней средой она сообщается посредством узкой извилистой щели, через которую видны только края раковины и яркие голубые или зеленые складки мантии.

Более крупные виды этого рода — чешуйчатая тридакна (*Tridacna squamosa*) и удлиненная тридакна (*Tridacna elongata*) — сидят открыто, но прочно прикрепляются к известковому субстрату толстым пучком нитей биссуса. Фиксация этих моллюсков на рифе настолько прочна, что их нельзя отделить ни руками, ни даже ломиком, которым пользуются как рычагом. Оторвать моллюска от грунта удается лишь перерезав биссус.

Гигантские тридакны (*Tridacna maxima* и *T. gigas*), исполины среди двустворчатых моллюсков, настолько велики и тяжелы, что просто лежат на дне. Правда, они обычно встречаются на глубине 5—15 м, где действие прибоя ослаблено.

Тридакны съедобны, и потому усиленно промышляются.

На островах Тонга на рынок ежедневно выносят сотни корзин с маленькими тридакнами, которые пользуются неизменным спросом. Гигантские тридакны иногда достигают весьма внушительных размеров, и их не так-то просто поднять на поверхность. Чтобы справиться с этой задачей, ныряльщик разделяет добычу под водой и поднимает в лодку только мягкие ткани. С гастрономической точки зрения больше всего ценится мощный мускул-замыкатель. Употребляют в пищу и другие мягкие ткани моллюска, за исключе-

127. Рифы сказочно богаты. Деньги в буквальном и переносном смысле рассыпаны во всей их поверхности. Раковины-монеты *Cypraea moneta*.

The rich of reefs is fairytale. Literally and figuratively, money are scattered across all the reef surface. The cash—shells of the molluscs *Cypraea moneta* and *C. annulus*.





Рис. 5. Кораллобионты кустистой колонии. 1 – водоросли, 2 – губки, 3 – брахиоподы моллюски, 4 – крабы, 5 – офидуры, 6 – синесинии, 7 – рыбы.
Coral bionts of bunched colony.

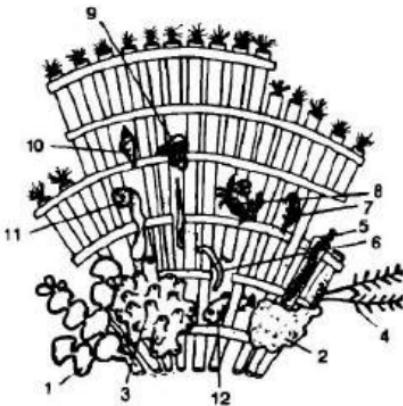


Рис. 6. Кораллобионты пористой колонии. 1, 2 – водоросли, 3 – губки, 4 – гидроиды, 5 – бородавчатые полихеты, 6 – нематоды, 7 – амфиподы, 8 – тридидемум, 9 – раки-отшельники, 10 – брахиоподы моллюски, 11 – толугурии, 12 – рыбы.
Coral bionts of porous colony.

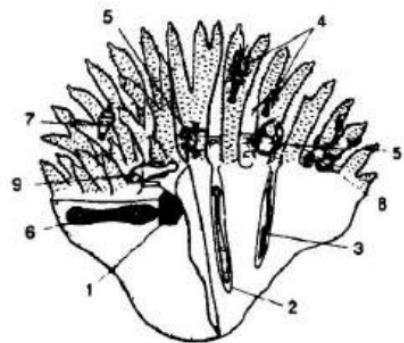


Рис. 7. Кораллобионты дисковидной колонии. 1 – губки, 2 – спонгиуляры, 3 – бородавчатые полихеты, 4 – алмусиды, 5 – крабы, 6 – биволевые моллюски, 7 – брахиоподные колонии, 8 – офидуры, 9 – рыбы.
Coral bionts of disk-shaped colony.

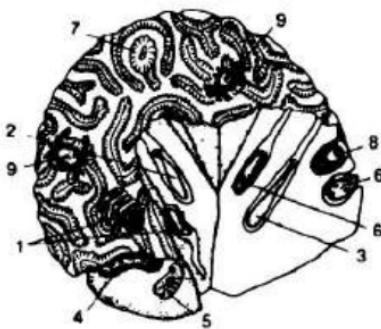


Рис. 8. Кораллобионты массивной колонии. 1 – седиментарные полихеты, 2 – тунциды, 3 – спонгиуляры, 4 – биволевые моллюски, 5 – асимметричные моллюски, 6 – устричные раки, 7 – крабы-деструкторы, 8 – крабы-консументы.
Coral bionts of massive colony.

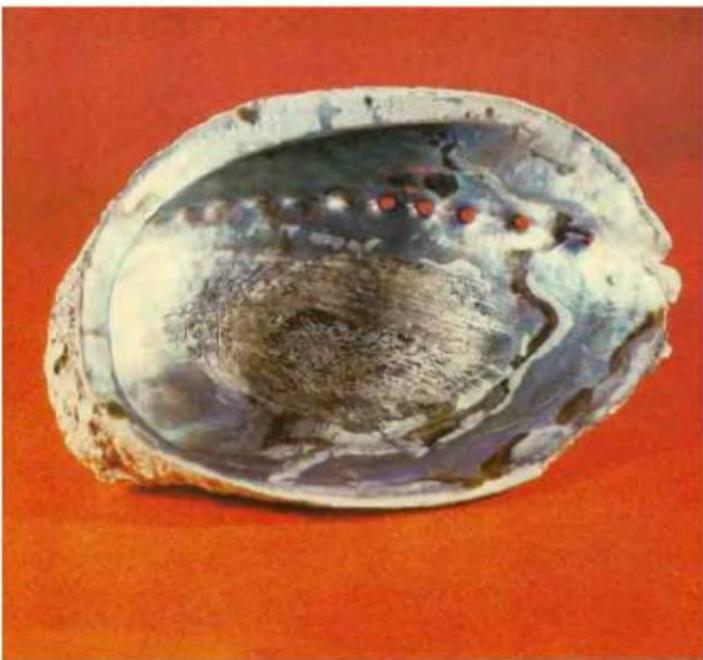
нием пигментированных частей мантии, которые считаются ядовитыми. Створки гигантской тридакны обычно остаются на дне, но иногда их также поднимают на поверхность — они используются в декоративных целях либо в качестве надгробий. Красивая форма этих раковин и их большие размеры издавна привлекали внимание путешественников, которые доставляли их в Европу. Во многих европейских католических храмах при входе можно видеть такую раковину, наполненную водой, которая предназначена для ритуального омовения рук.

Как и большинство других двустворчатых моллюсков, все перечисленные выше их виды относятся к планктонофагам-фильтраторам, поэтому они могут рассматриваться как конкуренты рифообразующих кораллов. Однако риф как экологическая система не испытывает ущерба от их присутствия. Аккумулируя в раковинах большое количество извести, они наряду с кораллами и герматипными водорослями принимают активное участие в строительстве рифа. Моллюсков рода тридакна характеризует еще одна особенность, экологически сближающая их с мадрепоровыми кораллами. Как у тех, так и у других в тканях всегда присутствуют симбиотические одноклеточные водоросли, что говорит о сходстве некоторых физиологических процессов у этих систематически столь далеких друг от друга групп животных.

В пределах живой зоны риф-флата, в лагунах и на других участках с ослабленным волнением обитает множество видов брюхоногих моллюсков. Не имея возможности привести полный их обзор, мы остановимся лишь на наиболее типичных и массовых представителях.

Широко известны благодаря красивой глянцевой раковине ципреиды (*Cypreaeidae*). Днем они прячутся в затемненных местах и лишь с наступлением темноты покидают убежища в поисках пищи. Подобно трохусам и турбо, эти моллюски питаются водорослевым налетом, который они скоблят своей радулой. Благодаря высокой численности некоторых мелких видов (*Monetaria moneta*, *M. annulus*) — подчас на 1 м² риф-флата можно встретить до 100 особей (такова плотность этих моллюсков на обследованном нами рифе острова Науру) — они играют большую роль в экологической системе. Питаясь определенными видами водорослей, они активно препятствуют их разрастанию и тем способствуют развитию других водорослей и кораллов, поселяющихся на освободившемся месте. Еще более велико их значение в качестве консументов — потребителей синтезированных водорослями органических веществ, которые они передают дальше по сложным пищевым цепям.

Раковинки двух видов рифовых ципреид, так называемые кау-



ри, в течение нескольких тысячелетий служили денежными знаками, которые имели очень широкое обращение во многих странах Южной Азии и Африки. Это обстоятельство нашло отражение даже в их научных названиях: монетария-монета и монетария-кольцо (*Monetaria moneta, M. annulus*). Уже за полторы тысячи лет до нашей эры деньги-раковины имели хождение в Древнем Китае. Обширные торговые связи между Европой, Африкой и Азией имели место уже в глубокой древности. Об этом свидетельствуют находки каури в египетских пирамидах, скифских погребениях и других местах, отстоящих за десятки тысяч километров от коралловых рифов Тихого океана. В XII—XIV веках каури играли роль денег даже на северо-западе Руси, в Новгородской и Псковской землях.

Наиболее крупные торговые операции с помощью каури осуществлялись в XVII—XIX веках, когда купцы ряда европейских стран приобретали на островах Тихого и Индийского океанов по самой низкой цене огромное количество каури, а затем расплачивались ими в Западной Африке, покупая там черных невольников для американских плантаторов.

В некоторых районах Индии каури использовались в качестве денег до середины нашего века, да и в настоящее время на базарах некоторых островов Оксании вам могут предложить вместо сдачи несколько маленьких блестящих раковин. Правда, теперь они имеют для покупателя не столько денежное, сколько коллекционное значение.

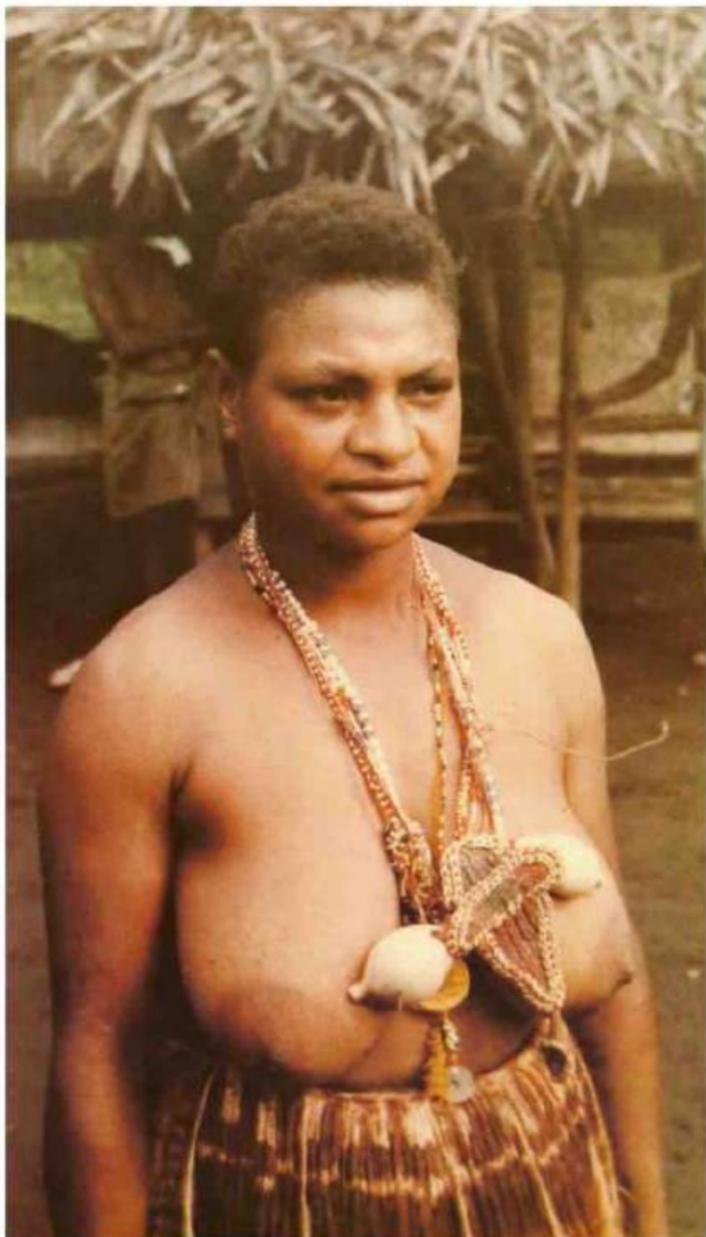
Моллюски из семейства конусов (*Conidae*) внешне часто не менее эффектны, чем чипреи, но в отличие от них пытаются исключительно животной пищей. Все они активные хищники, убивающие свою добычу с помощью ядовитых зубов. Поедают конусы моллюсков других видов, многощетинковых червей, а некоторые питаются только рыбой. Последних, по-видимому, следует отнести к некрофагам (пожирателям трупов), так как вряд ли можно себе представить, что неповоротливый и медлительный моллюск способен охотиться на подвижных коралловых рыб.

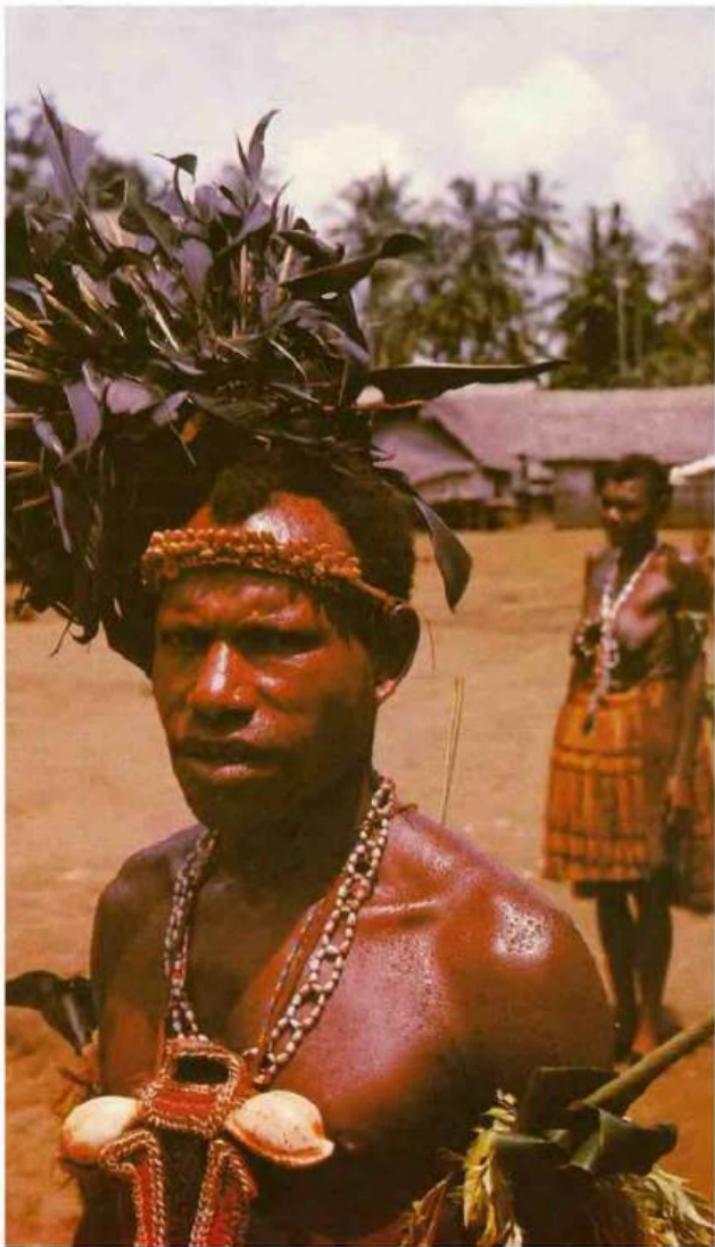
Крупные брюхоногие моллюски ламбисы (*Lambis lambis, L. hi-*

128—129. Раковины моллюсков халиотис *Chalotis* sp. и ламбис *Lambis* sp. используются для изготовления инструментов, украшений.

Shells of molluscs *Lambis* sp. and *Chalotis* sp. are used for making some tools and adornment.

130—131. Раковины рифового моллюска огулы (*Ovula ovum*), будучи культовыми предметами, имеют в жизни папуасов Новой Гвинеи большое значение.
Used as cult items, shells of the reef mollusc *Ovula ovum* are of great importance in life of New Guinean papuans. ▶





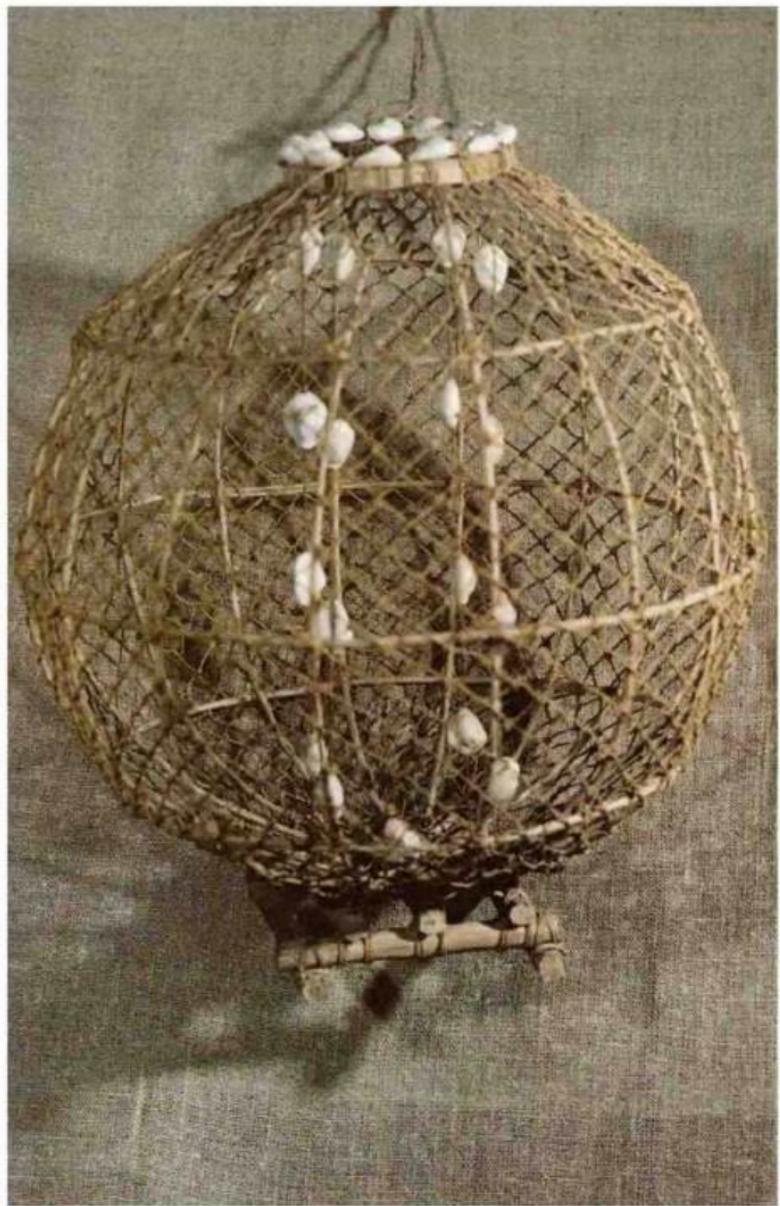
ragra и др.) и представители того же семейства стромбусы (*Strombus*) питаются водорослями. Эти энергичные моллюски обладают парой хорошо развитых глаз, что, несомненно, связано с их подвижностью. Плотность поселений этих моллюсков нередко достигает фантастической величины. По нашим наблюдениям, в лагуне атолла Фунафути на отдельных участках двухкилограммовые *Lambis lambis* лежат на каждом квадратном метре дна. При этом следует иметь в виду, что они съедобны и промышляются местным населением. Ежедневно на базары Сувы (острова Фиджи) и Нукуалофи (острова Тонга) поступают в больших корзинах небольшие желтые ламбисы (*Lambis crocata*), пользующиеся большим спросом. Несмотря на сильную промысловую нагрузку, численность этих моллюсков продолжает оставаться высокой.

В Карибском море и Мексиканском заливе на рифах и вблизи них ведется интенсивный промысел гигантских стромбусов (*Strombus gigas*), мясо которых, приготовленное со специями и лимонным соком, служит излюбленным блюдом местного населения. Красивые раковины гигантского стромбуса с розовым отворотом устья продаются в качестве сувениров. В странах американского средиземноморья нередко ими украшают верхнюю часть цементных оград, используя для этой цели тысячи раковин.

Рифовые моллюски не только играют важную роль в рационе островитян, они также широко использовались, а до известной степени и теперь используются для изготовления домашней утвари, орудий труда, украшений, предметов культа и т. д. С одной стороны, это объясняется отсутствием иного природного материала (металлов, камня), с другой — большим разнообразием рифовых организмов, в первую очередь моллюсков. Из их раковин изготавливались различные режущие инструменты: ножи, скребки, тесла, сверла, при помощи которых обрабатывали дерево, чистили и разрезали рыбу, наносили татуировку и т. д. При проведении обряда инициации острые раковины делалось обрезание. Сама форма раковины диктовала аборигенам возможность ее применения. Плоские и очень прочные створки жемчужницы как нельзя лучше подходят для изготовления из них лопат, из внутренней части раковины (так называемого столбика) крупного брюхоногого моллюска цимбиума (*Cymbium*) получаются красивые ложки. Одни раковины служили в качестве грузил для рыболовных сетей и удочек, из других делались крючки для ловли крупной рыбы за пределами рифа.

132—133. Культовые предметы, инкрустированные раковинами.
The cult items encrusted with shells.





Очень изящны ожерелья из раковин, иногда их делают в сочетании с яркими семенами тропических растений. На каждом архипелаге выработались свои особые способы нанизывания бус, применяется свой исходный материал.

Особенно выделяются культовые, ритуальные и декоративные маски папуасов Новой Гвинеи. Как правило, они инкрустированы раковинами, причем чаще всего для этой цели употребляются мелкие виды каури (*Cypraeidae*). Благодаря своеобразной форме раковины, имеющей узкос вытянутое устье, каури, вставленные в глазницы маски, придают ей суровое, почти живое выражение. Нет никаких сомнений, что во время праздников и обрядов такие маски производят глубокое впечатление на папуасов, которые весьма эмоциональны.

Сигнальные трубы и духовые музыкальные инструменты из крупных раковин рифовых моллюсков семифузус (*Semiphusus*) и тритон (*Charonia tritonis*) широко распространены по всей тропической зоне Тихого океана. Громкие звуки, издаваемые с помощью таких труб, слышны на большое расстояние. Искусные музыканты извлекают из этих труб звуки различной тональности.

Наряду с рыбами, ракообразными и моллюсками в биоценозе кораллового рифа важное место занимают иглокожие. Их видовой состав, по заключению И. Н. Будина (1960), не отличается большим разнообразием. В большинстве случаев рифовые иглокожие крупные, часто массовые животные, и их воздействие на риф может иметь первостепенное значение. Достаточно напомнить о недавней вспышке массового размножения морской звезды терновый венец (*Acanthaster planci*), имевшей катастрофические последствия для целого ряда рифов Тихого океана (см. гл. 8).

Не один только терновый венец пожирает мягкие ткани рифообразующих кораллов, их полипами, несомненно, питаются также другие крупные звезды, однако они никогда не размножаются в столь большом количестве. Очень обычна на рифах Тихого океана новогвинейская кульцита (*Culcita novaeguineae*), по форме, величине и цвету очень похожая на круглую буханку ржаного хлеба. Как отмечает И. Н. Будин (1980), пищей кульците служат небольшие колонии акропоры, поцилопоры и других кустистых кораллов. Несмотря на малоподвижность, эти морские звезды успевают уничтожить значительную часть молодых колоний, влияя таким образом на видовой состав герматипных кораллов. Полипами ко-

134. Сетка для ловли рыбы, украшенная раковинами каури.

A fishing net encrusted with shells of mollusc.



раллов питается также и розовая морская звезда хориастер (*Choriaster granulosus*), снабженная пятью толстыми вальцевидными тупыми лучами. Обычным, иногда массовым видом на рифах Тихого и Индийского океанов следует считать крупную морскую звезду протореастер (*Protereaster nodosus*), а в бассейне Атлантического океана — близкородственную звезду сетчатый ореастер (*Oreaster reticulatus*). Обе они, по-видимому, редко наносят ущерб живым кораллам, так как обычно довольствуются той скромной пищей, которую высасывают из обломков ветвистых колоний. Яркие трехцветные протореастеры с большими шипами на верхней стороне тела иногда встречаются в несметном количестве. Так, на рифе вблизи Порт-Морби (Новая Гвинея) и в лагуне Эракор на острове Эфате (Новые Гебриды) на каждый квадратный метр дна приходилось в среднем по одной звезде массой 0,7—1,0 кг. Подняв любую такую звезду, можно видеть, что изо рта у нее торчат обломки мертвых кораллов. Обсасывая их, звезды извлекают застрявший в порах детрит, а вместе с ним и бактерии, за счет чего и существуют. Мягкие ткани составляют у протореастера ничтожную долю общего веса. Основная масса тела приходится на мощный известковый скелет и близкую по составу к морской воде жидкость, заполняющую водно-сосудистую систему. Органических веществ в теле протореастера настолько мало, что звезда, извлеченная из воды, не загнивая и не изменяя формы, вскоре высыхает на тропическом солнце.

Массовое размножение протореастера в бухте у Порт-Морби, очевидно, связано с загрязнением ее отходами большого города, дающими звездам обильную пищу.

В лагуне Эракор существование популяции, по-видимому, поддерживается за счет берегового стока. Кораллы, точнее их обломки, служат лишь субстратом, в котором накапливается детрит и развивается бактериальная флора.

Весьма характерна для рифов Тихого и Индийского океанов морская звезда гладкая линкия (*Linckia laevigata*). Эти звезды невольно привлекают к себе внимание своим ярко-синим цветом. Центральный диск у линкии развит слабо, а лучи по всей длине имеют одинаковую толщину. Поэтому звезда имеет вид пяти пало-

135. Морской еж гетероцентротус *Heterocentrotus mammillaris* упирается в стенки рифовых пещерок толстыми трехгранными иглами.
Sea urchin *Heterocentrotus mammillaris* tests against the walls of reef caverns with its thick three-edged spines.
136. Один из наиболее обычных обитателей рифа — морская звезда линкия *Linckia laevigata*.
One of the commonest residents on reefs is the sea star *Linckia laevigata*.

чек, сросшихся вместе одним из концов. Один или несколько лучей линкии почти всегда короче остальных. Эта особенность связана с необычным способом размножения. Периодически линкия теряет один из своих лучей, который впоследствии регенерирует. На отделившемся же луче вскоре появляются зародыши четырех других, и в конце концов из него развивается целое пятилучевое животное. Атлантический вид этого рода (*Linckia guildigi*) обитает на коралловых рифах у тропического побережья Америки.

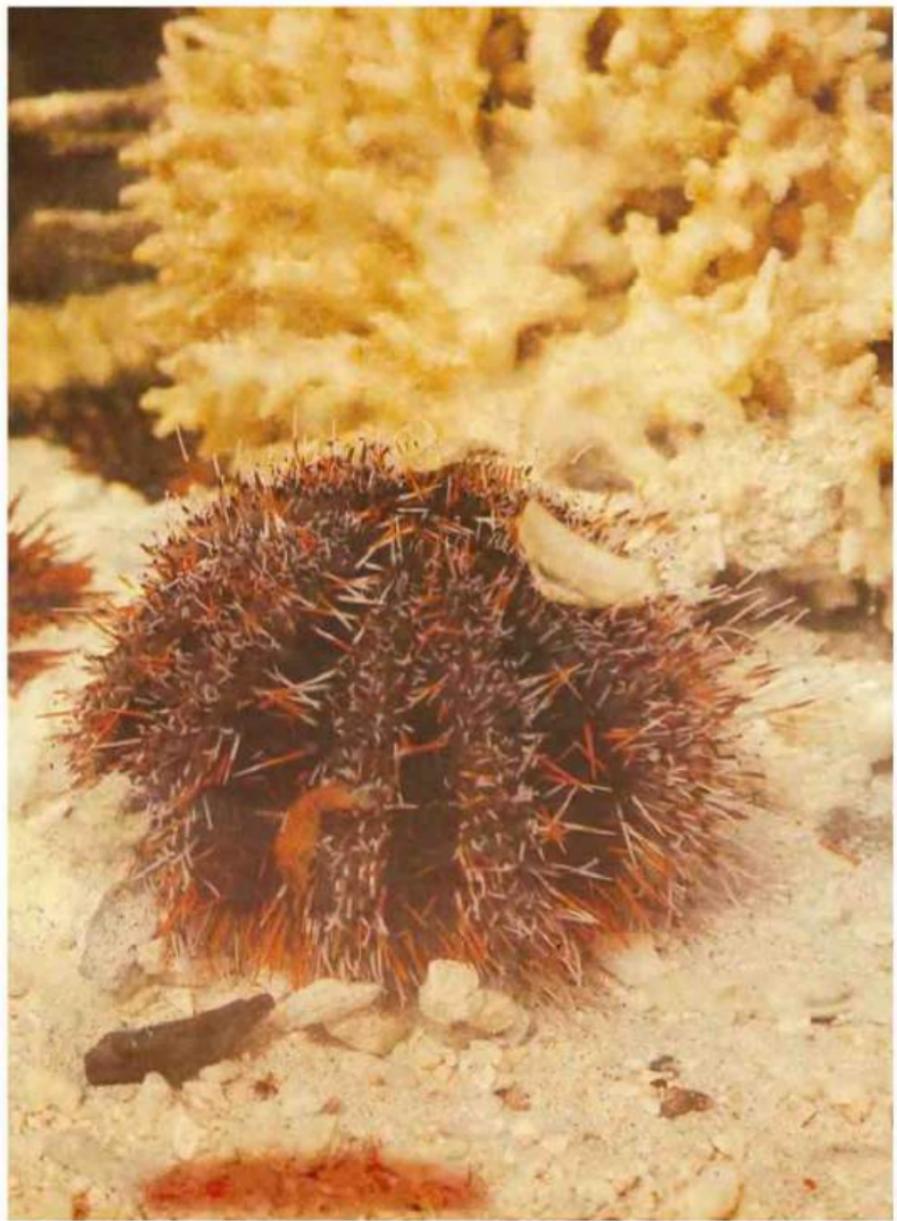
На любом прибрежном коралловом рифе Тихого и Индийского океанов можно обнаружить крупного морского ежа гетероцентротуса (*Heterocentrotus mammilatus*) с длинными и необычайно толстыми иглами, нередко превышающими по длине диаметр панциря. Иглы этого ежа составляют почти 90 % от общего веса всего скелета животного. Живут гетероцентротусы на самых прибрежных участках рифа, т. е. на его гребне и на внешнем склоне, укрываясь в подходящих по размеру полостях. Прочно присасываясь с помощью множества тонких ножек с присоской на конце к стенкам убежища и упираясь в них толстыми иглами, эти ежи удерживаются на месте в самое сильное волнение. С наступлением темноты ежи выходят из своих пещер и щелей в поисках пищи. Они скабливают водорослевый налет и заодно поедают мелких животных-обрастателей.

Вообще этот еж считается довольно редким. Возможно, он просто ускользает от глаз исследователя, так как днем держится в укрытиях, к тому же в наименее удобных для наблюдения прибрежных участках. В довольно большом количестве гетероцентротус был обнаружен нами на Новой Гвинее вблизи маяка у города Маданг. Там он обитает в нишах и щелях в искусственной вертикальной стенке из кораллового известняка. В массовом же количестве этот еж вместе с другим, более редким представителем рода (*H. trigonarius*) встретился нам только дважды — на рифах островов Тонгатапу и Номука-Ика (острова Тонга) под отмершими кораллами, покрытыми коркой известняковых водорослей. Интересно отметить, что в этом же биотопе и тоже в массовом количестве нами были обнаружены другие крупные морские ежи с такими же массивными иглами — филлакантусы (*Phyllacanthus imperialis*). Эти роды относятся к совершенно разным систематическим группам, и сход-

137. Морской еж филлакантус *Phyllacanthus imperialis* по мощности своих игл не уступает гетероцентротусу. Их сходство объясняется не родством, а одинаковым образом жизни.

Regarding its spines, the sea urchin *Phyllacanthus imperialis* is as powerful as the *Heterocentrotus mammillatus*. Their likeness is explained by similar way of life, not by kindred.





ство между ними чисто конвергентное, связанное с обитанием в условиях сильного прибоя.

Встречаются на рифах и внешне сходные между собой сверлящие морские ежи эхинометра и эхинострефус (*Echinometra mathaei* и *Echinostrephus molaris*). Они пытаются плавающими обрывками водорослей, не покидая своих убежищ. С помощью крепких, острых на концах игл они высверливают овальную пещерку, которую не покидают в течение всей жизни. Плотность поселения сверлящих морских ежей различна — от одного-двух до нескольких десятков экземпляров на квадратный метр внешнего склона.

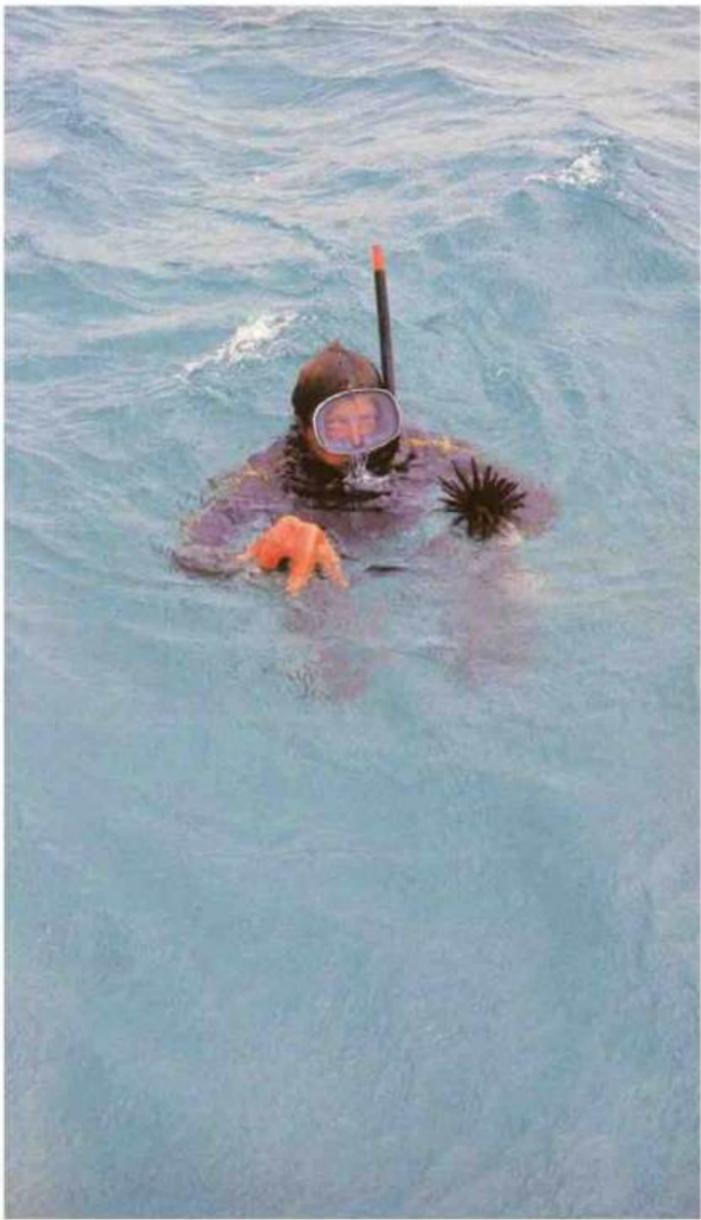
Эхинострефусы среди живых кораллов встречаются редко, они предпочитают твердый коралловый известняк и участки мертвых кораллов, покрытые известковыми водорослями. Так, норами этих ежей на глубине 1—4 м буквально изрешечена известняковая отвесная стена у маяка вблизи Маданга (Новая Гвинея). На каждый квадратный метр ее поверхности приходится до 80 сверлящих ежей этого вида.

Эхинометра поселяется в основном на колониях живых кораллов. Иногда такого ежа можно найти в довольно длинной извилистой норке, которая образуется в результате жизнедеятельности многих особей в течение ряда поколений. Плотность поселения различна — от единичных особей до 20 экземпляров на квадратный метр живого рифа (остров Новый Ганновер). Оба вида сверлильщиков способствуют деструкции рифа.

Очень обычный для рифовых сообществ морской еж диадема (*Diadema*) черного цвета с длиннейшими тонкими иглами встречается как на прибойных участках, так и в лагунах. В местах с сильным волнением ежи прячутся в углубления, щели, пещеры, доставляя исследователям рифов множество неприятностей. Тонкие выступающие иглы ежа плохо заметны, и об них легко наколоться. В лагунах диадемы обычно образуют плотные скопления по 10—40 экземпляров. По-видимому, такая группа, занимая круговую оборону, лучше противостоит нападению врага. При передвижении все животные действуют согласованно и ни одно из них не отстает от соседей. Расстояние между отдельными группами составляет 3—5 м. Нам не приходилось наблюдать ни разделения, ни слияния таких групп. «Стадный» образ жизни иглокожих до сих пор не был описан.

Пищей диадемам, как и многим другим морским ежам, служат различные водоросли, однако атлантические виды этого рода (на-

138. Морской еж эхинометра *Echinometra mathaei*.
Sea urchin *Echinometra mathaei*.



пример, *Diadema antillarum*) могут поедать и мягкие ткани кораллов, для тихоокеанских форм (*D. setosum* и др.) этот факт пока не установлен.

У диадем находят себе убежище экологически связанные с ними небольшие рыбки ежовые уточки (*Diademichthys lineatus*) и кривохвостки (*Aeoliscus strigatus*). И те, и другие имеют вытянутое узкое тело и держатся между иглами ежа вниз головой.

Несмотря на ядовитые иглы, диадемы служат пищей некоторым рыбам из семейства губановых (*Labridae*) и спинорогов (*Balistes fuscus* и др.). Опыты показали, что при поисках пищи рыбы руководствуются исключительно зрением. Они яростно атакуют модели ежей — черные шары с воткнутыми в них спицами, но оставляют без внимания спицы, связанные пучком, и гладкие шары. Губановые и спинороги охотятся только днем, возможно, это связано с большой активностью диадем в ночное время.

На рифах Карибского моря в изобилии водятся крупные, величиной с большое яблоко, морские ежи трипнеустесы (*Tripterus ventricosus*), служащие объектом промысла. Разбив скорлупу собранных ежей, из нее извлекают и затем отваривают икру. Полученной густой массой заполняют половинки панцирей — и лакомство готово. Тихоокеанский вид этого же рода (*Tripterus griseus*) хотя и встречается в массовом количестве, насколько нам известно, в пищу не употребляется.

Бесстебельчатые морские лилии (также представители типа иглокожих) встречаются только на нижних горизонтах внешнего свала, где ослаблено действие прибоя. Морские лилии расправляют свои гибкие руки навстречу течению, облавливая окружающее пространство, — они извлекают из воды мелкие планктонные организмы, конкурируя в этом отношении с рифообразующими кораллами.

Экологическое значение многочисленных голотурий и змеевхвосток (офиур), населяющих обе зоны риф-флета, еще требует изучения.

Коралловые рифы населены разнообразными многощетинковыми червями — полихетами, которые, однако, изучены крайне слабо. По мнению специалистов, вряд ли известна десятая часть их видового состава. Многощетинковые черви ведут чрезвычайно скрытный образ жизни, и потому в руки исследователя обычно попадают лишь некоторые виды, иногда даже не массовые. Появле-

139. Легководолаз поднялся на поверхность с добывшими им экземплярами животных.

The skin diver with samples of sea animals.

ние акваланга несколько облегчило добывчу многощетинковых червей тем, кто собирает коллекции коралловой фауны с научными целями, но все же приведенные здесь сведения следует считать предварительными.

По материалам экспедиций на «Каллисто» Г. Н. Бужинская, А. М. Обут и В. В. Потин (1980) установили, что наибольшее видовое разнообразие эррантных (бродячих) полихет приурочено к 1,5–2 м глубины, где наблюдается наиболее обильный рост кораллов.

В изученной коллекции бродячих полихет почти половина приходится на представителей семейства эуницид (*Eunicidae*) и около четверти — на семейство нереид (*Nereidae*). Чаще других в сбоях попадался червь *Eunice antennata*. Это личинный раз подтверждает неточность и фрагментарность наших сведений. Дело в том, что наиболее массовым видом на многих рифах Тихого океана, несомненно, является знаменитый палоло (*Eunice siciliensis*), который служит объектом промысла. Между тем этот червь попался лишь в восьми пунктах, и каждый раз в количестве одного экземпляра.

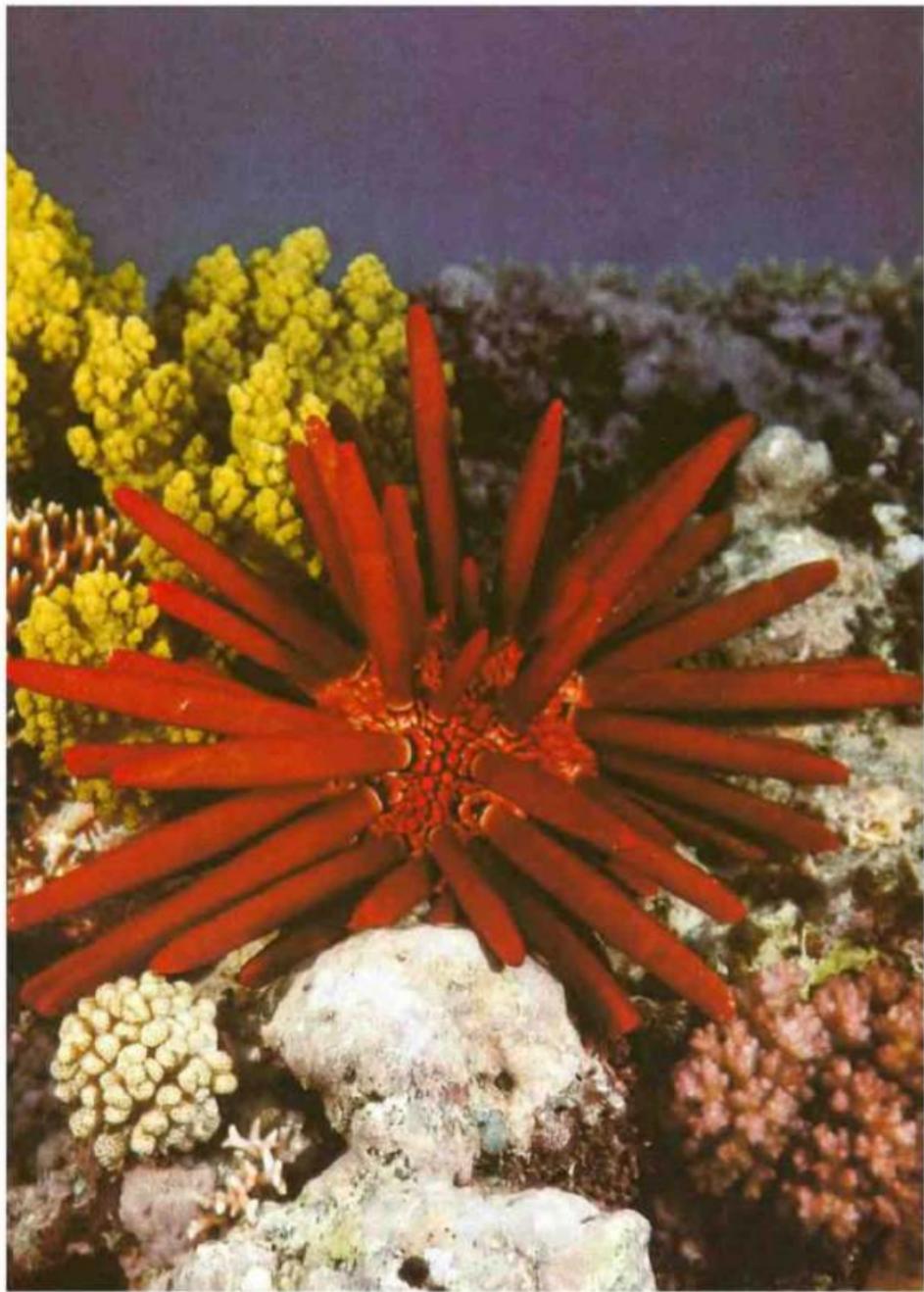
На островах Самоа издавна существует промысел этого морского многощетинкового червя, известного под местным названием палоло. В течение всего года черви укрываются в различных полостях в толще рифа на глубине нескольких метров. В период размножения задняя часть тела червя, переполненная яйцами или спермиями, отделяется и всплывает к поверхности, где и выметывает половые продукты. Размножение происходит дважды в год — в сентябре и в октябре, и непременно ночью.

Аборигены заблаговременно готовятся к этому событию, заранее вычисляя ночь появления палоло. Обычно жители каждой прибрежной деревни собираются на берегу, выслав на риф лодки с наблюдателями. Едва заслышиав сигнал: «Палоло пришел!», все бросятся в воду и вычерпывают добывчу ситами, черпаками и другими орудиями лова. Червей бывает настолько много, что за ночь ловцы успевают запастись этим продуктом на целый год. Палоло употребляют в пищу в свежем и печеном виде, а для заготовки впрок червей сушат и затем пекут из них лепешки. Объем ежегодного промысла палоло служит ярким примером высокой биологической продуктивности кораллового рифа.

Бродячие многощетинковые черви, особенно крупные их представители, чрезвычайно осторожны и боязливы. Лишь несколько раз после долгого неподвижного стояния на одном месте нам удалось увидеть, как в отверстии норки показывается передний конец толстого, почти черного червя. Животное высовывается из убежища на 20–30 см, обшаривает риф и, захватив зубцами выверну-

той наружу глотки растущие поблизости водоросли (чаще всего падину, каулерпу или турбинарию), молниеносно скрывается в толщу рифа.

Только благодаря случайности во время работы на острове Хайнань нам удалось получить гигантских зунице (*E. aphroditoides*), хотя до этого мы не раз проходили мимо, даже не подозревая об их существовании. Однажды на краю мертвой зоны одному из участников экспедиции пришло в голову разбить кувалдой большой пористый кусок известняка. Каково же было общее удивление, когда из обломков выплыл извивающийся червь почти метровой длины и толщиной не менее 2 см! Оказалось, что в каждом большом куске известняка прячется один, а то и несколько таких гигантов. Это лишний раз говорит о том, что недра коралловых рифов таят еще много неизвестного и изучение их фауны далеко не закончено.



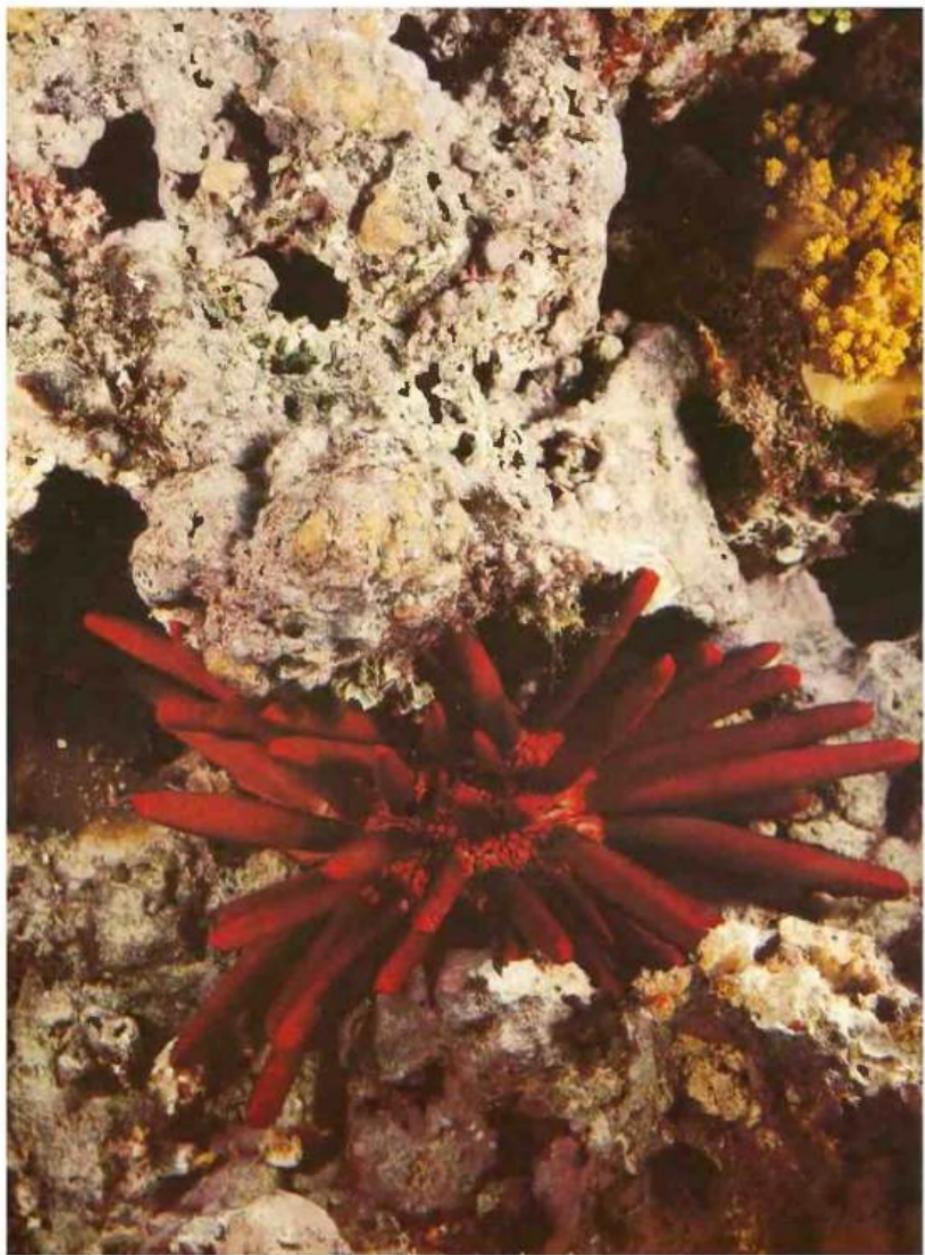
5. КОРАЛЛЫ И КОРАЛЛОБИОНТЫ

Кроме самих кораллов и тех членов кораллового биоценоза, которые обитают между колониями или в толще воды над ними, на рифе имеется еще очень большое количество организмов, теснейшим образом связанных с кораллами, но почти незаметных для глаза неискушенного наблюдателя. Речь идет о тех многочисленных животных (а также и растениях), которые постоянно или временно скрываются среди ветвей коралла либо в толще его скелета. Взаимоотношения этих кораллобионтов с кораллом-хозяином складываются на различной основе и имеют разную степень взаимной или односторонней приуроченности. Одни кораллобионты находят среди ветвей колонии лишь убежище, другие также и пищу, причем их жертвой могут стать не только другие обитатели этой же колонии, но и сам коралл-хозяин. Часть обитателей колонии безразлична в выборе субстрата и может удовольствоваться новыми подходящими убежищами, тогда как другие всегда встречаются исключительно на кораллах, иногда лишь на определенных их видах. В отдельных случаях степень взаимной приуроченности заходит настолько далеко, что оба члена друг без друга существовать уже не могут.

О том, что некоторые животные обитают внутри кораллового куста, было известно уже давно, но о наличии сложной системы взаимоотношений этих животных с кораллами никто не подозревал, до конца 50-х годов нашего столетия не было даже самого термина «кораллобионт». Впервые эта сторона биологии коралловых рифов изучалась советскими зоологами, работавшими на острове Хайнань в 1958 году, в результате чего удалось выявить некоторые общие закономерности (Гурьянова, 1959; Наумов, 1959).

Разнообразие и сложность взаимоотношений кораллов с кораллобионтами, как и большинство других биологических явлений, чрезвычайно трудно четко систематизировать.

140. Кораллы состоят с морскими ежами в симбиотических отношениях
Corals and sea urchins are symbionts.



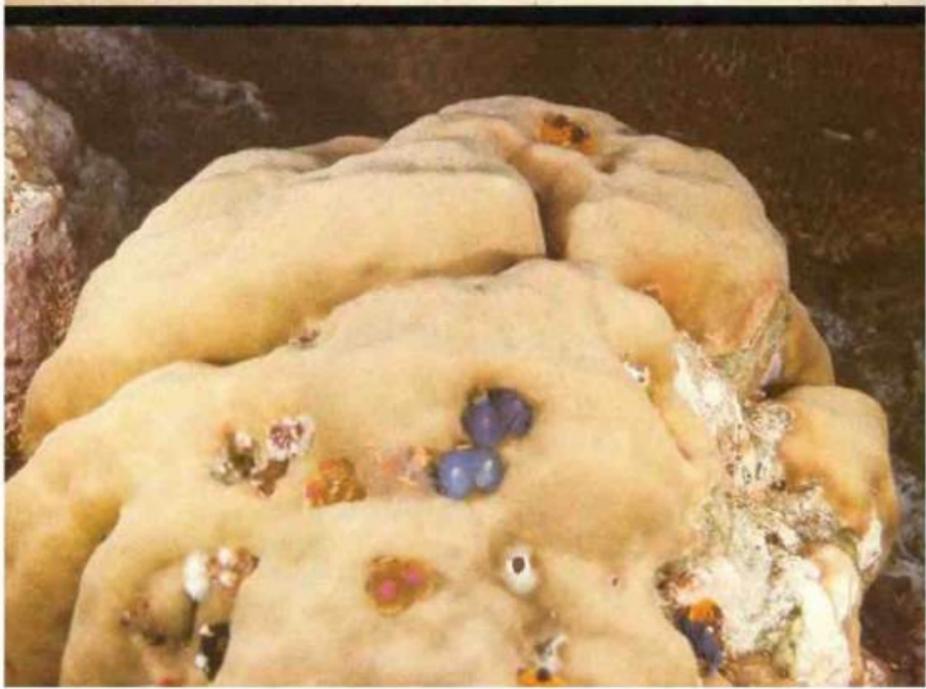
Различные формы симбиоза наиболее полно были изучены виднейшим советским зоологом членом-корреспондентом Академии наук СССР В. А. Догелем, они описаны в его основополагающем труле «Курс общей паразитологии» (1947). Ряд уточнений и дополнений в систему В. А. Догеля внесен сотрудниками его научной школы (С. С. Шульман и А. А. Добровольский, 1977). Предложенная ими классификация, с учетом специфики кораллов в роли хозяев, использована и в настоящей книге.* Главные особенности кораллов, существенно отличающие их от других животных-хозяев, заключаются в их неподвижности и колониальности.

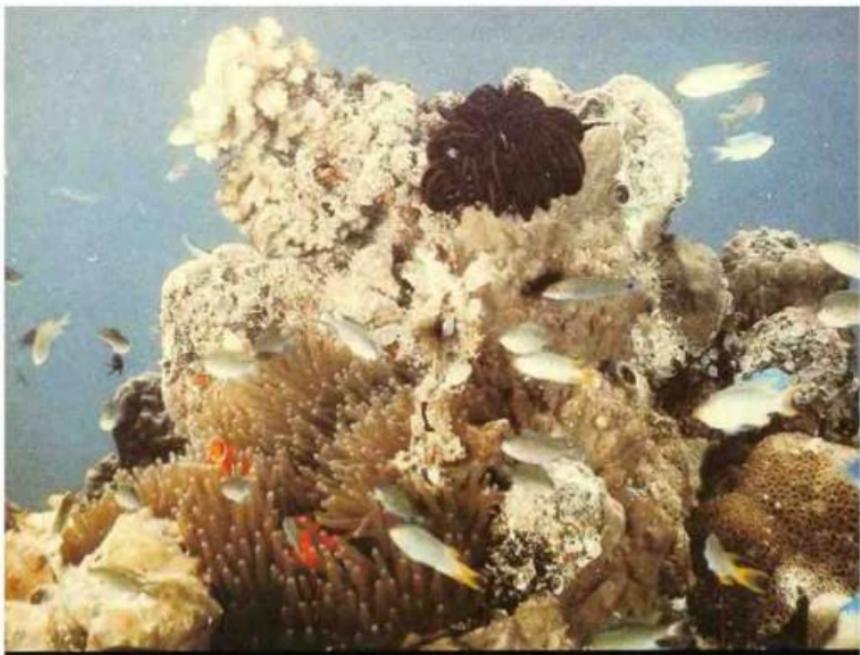
Под кораллобионтами подразумеваются все организмы (как животные, так и растения), встречающиеся в коралловом биоценозе и имеющие с кораллами не-

посредственные экологические контакты. В соответствии с общепринятой терминологией коралл в этой экологической паре рассматривается в качестве организма-хозяина, хотя в ряде случаев отношения между кораллом и кораллобионтом в значительной мере приближаются к отношениям между жертвой и хищником. Следует учитывать, что большинство видов герматипных кораллов относится к колониальным животным и в качестве экологической единицы приходится рассматривать не отдельных полипов, а колонию в целом. По этой причине кораллобионт, питающийся полипами хозяина, рассматривается как хищник лишь в том случае, если он способен уничтожить всю колонию. Следовательно, под хищничеством здесь подразумевается не способ пит器ия как таковой, а только форма отношения кораллобионаста к кораллу. Среди кораллобионтов имеется большое число видов, питающихся животной пищей, но не наносящих повреждений хозяину. Все они, соответственно их отношению к кораллу, должны быть отнесены к другим группам кораллобионтов.

* Следует иметь в виду, что некоторыми специалистами термин «симбиоз» трактуется более узко — под симбиозом они понимают лишь взаимыгодное сожительство двух разных организмов.

-
141. Морской еж механически разрушает рифовый известняк своими иглами.
Sea urchin acts like a mechanical destructor of the reef lime.
142. Брюхоногий моллюск овула *Ovula ovum* питается мягкими кораллами кладиеллами *Cladiella* sp. Отчетливо виден поврежденный моллюском участок колонии.
The gasteropod mollusc *Ovula ovum* feeds on the soft coral *Cladiella* sp. A part of the colony is clearly seen to have been affected by the mollusc. ▶
143. Колония коралла портиес, пораженная различными калькаротеребраторами.
The coral *Parites* colony affected by different calcaroterebrators. ▶
- 144—145. Коралловые рыбки спасаются внутри кораллового куста.
Coral fishes save themselves in the coral bunches. ▶





Собственно хищников (по отношению к кораллам) известно очень мало. Наиболее типична из них крупная многолучевая морская звезда терновый венец (*Acanthaster planci*). О фатальной роли этой морской звезды для многих коралловых рифов будет сказано дальше. Здесь же необходимо отметить, что при определенных условиях терновый венец может быть отнесен и к другой группе кораллобионтов, а именно к деструкторам, так как очень крупную колонию коралла одна такая звезда целиком уничтожить не может, а лишь повреждает ее.

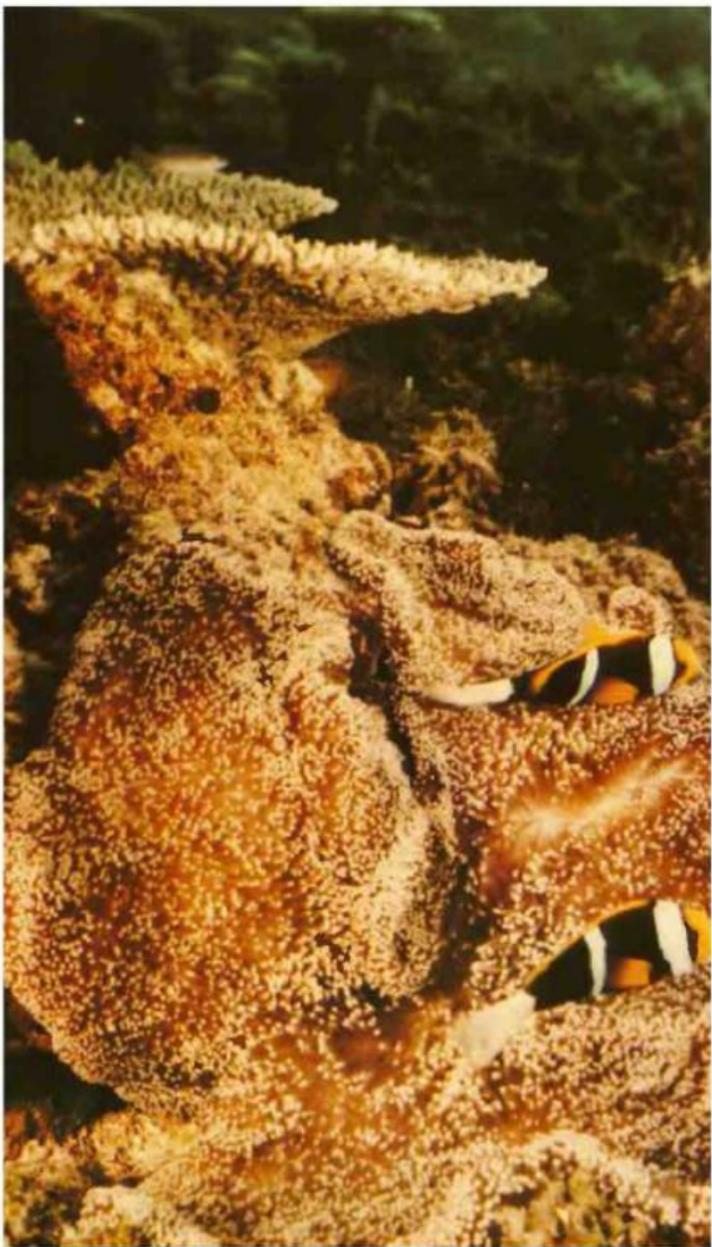
Деструкторы по характеру своих отношений с кораллом-хозяином, с одной стороны, больше всего напоминают вредителей растений, с другой стороны, в отличие от последних, приближаются к хищникам. Они наносят повреждения кораллу-хозяину, не уничтожая всю колонию, но и не вызывая у него ответной защитной реакции, как это имеет место при паразитизме и в некоторых случаях комменсализма. Часть деструкторов (текстовораторы) специализируются на поедании мягких тканей хозяина. Они длительное время используют колонию в качестве кормового объекта и могут либо постоянно находиться на ней, либо же живут в толще воды над рифом и только обкусывают полипов.

Вблизи тонковетвистых малрепоровых кораллов постоянно держатся целые стайки рыбок щетинозубов (*Chaetodon*), акантурусов (*Acanthurus*) и других, которые периодически подплывают к колонии и крепкими зубами обкусывают самый конец ветки. Эти рыбы никогда не трогают отмытые от мягких тканей белые скелеты кораллов, из чего можно заключить, что они легко отличают живые колонии от мертвых. Ползают по поверхности колонии и поедают полипов, сдирая их с помощью радулы, голожаберные моллюски. Значительные повреждения стелющимися мягким кораллам наносят крупные моллюски овула (*Ovula*), которые ничем другим не питаются. Наличие на рифе этих моллюсков, обычно укрывающихся в светлое время суток, легко установить по большим глубоким следам погрызов на поверхности колоний.

Кроме пожирателей мягких тканей, имеются деструкторы, разрушающие скелет кораллов (калькаротеребраторы). Это различные точильщики и сверлильщики, часто проникающие глубоко в толщу массивных колоний. Все они активно строят себе укрытие, проделывая ходы, и этим отличаются от различных квартирнтов, которые используют только естественные убежища, представляемые им кораллом-хозяином.

146. Амфирионы и актинии.

The amphiprion fishes and sea anemones.





Многие калькаротеребраторы наносят колонии хозяина чисто механические повреждения. Морские ежи эхинометра действуют при этом кончиками острых игл. Ежи постоянно крутятся в своем убежище, стачивая его стенки. Двустворчатый моллюск морское сверло (*Pholas*) протачивает ходы в скелете колонии с помощью острых краев раковины, образующих подобие рашипляя. Совсем иначе создает ходы другой двустворчатый моллюск морской финик (*Lithophaga*), получивший свое название за внешнее сходство с финниковой косточкой. В передней части моллюска имеется специальная железа, вырабатывающая кислый секрет, который и служит для растворения извести. Известковая раковина самого моллюска защищена от воздействия кислоты толстым слоем органического вещества конхиолина, имеющего темно-коричневый цвет. Интересно отметить, что у морского сверла, лишенного кислотных желез, конхиолиновый слой не развит, раковина его имеет чисто белый или слегка желтоватый цвет.

По-видимому, с помощью химически активных веществ проделывают свои ходы в толще кораллового скелета и червеобразные морские животные, относящиеся к классу сипункулид (*Sipunculida*). Некоторые их представители, например аспидосифон (*Aspidosiphon*), живут только в симбиозе с мадрепоровыми кораллами.

Ходы всех калькаротеребраторов обязательно сообщаются с внешней средой, благодаря чему обеспечиваются питание и дыхание этих кораллобионтов.

В ряде случаев в ходах, построенных первичными деструкторами, поселяются вторичные деструкторы, например сверлящие губки (*Cliona*), которые расширяют эти ходы, способствуя тем самым дальнейшему разрушению колонии.

Но большая часть кораллобионтов находится с кораллом-хозяином в симбиотических отношениях. Терминология различных

147—148. Морские черепахи — случайные гости на рифе.

The turtles are random visitors on reefs.

149. Терновый венец активно уничтожает кораллы.

The Crown of Thorns starfish demolishes corals grossly. ▷

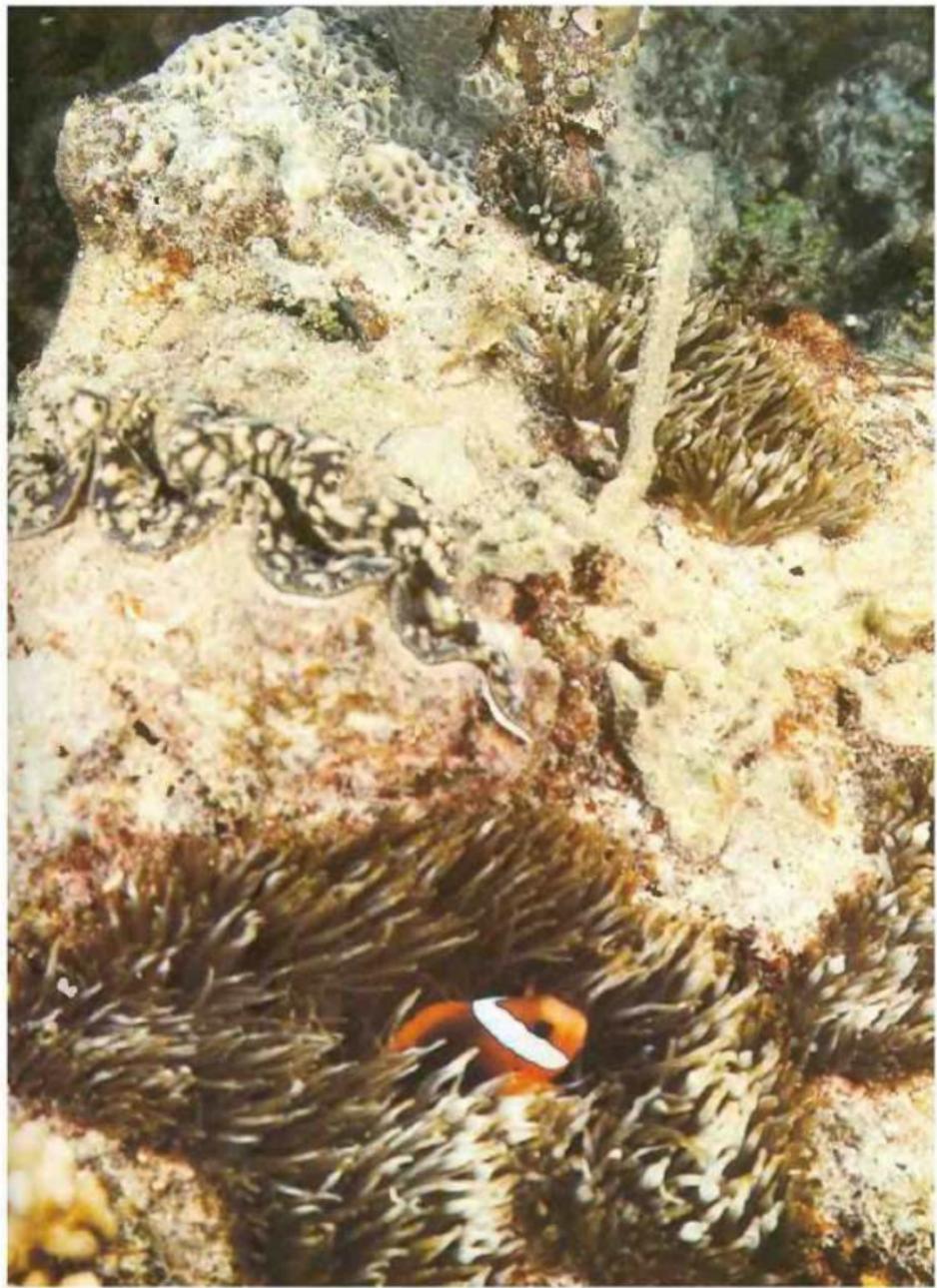
150. Раковина маленькой шафранной гридакни *Tridacna crocea* целиком врастает в риф.

The shell of small bivalve *Tridacna crocea* is entirely hemmed by the coral growth. ▷

151. Двустворчатый моллюск тридакна — обычный обитатель рифа. Выступающие между створок края мантии похожи на голубую муаровую ленту.

Tridacna is a common settler on reefs. The mantle margins sticking out of the valves look like a blue moire band. ▷





форм симбиоза разработана достаточно полно (Догель, 1947; Шульман и Добровольский, 1977). Симбионты в широком смысле этого слова представляются как сочлены любого закономерно повторяющегося сожительства двух организмов. Однако в кругу рассматриваемых здесь явлений дело осложняется тем, что в роли одного из сочленов выступает не особь, а колония. Среди кораллобионтов — членов симбиотической пары — различают мутуалистов, паразитов и комменсалов.

Мутуалисты — особая группа симбионтов, облигатно (т. е. обязательно) сосуществующих друг с другом, причем вне этой связи оба партнера существовать вообще не могут и их взаимоотношения выгодны для обеих сторон. Таковы уже неоднократно упоминавшиеся выше отношения между герматипными мадрепоровыми кораллами и одноклеточными водорослями симбионинумами.

Диаметрально противоположным образом складываются отношения между паразитами и их хозяевами. Паразит, как известно, не только невыгоден или небезразличен своему хозяину, но всегда находится с ним в антагонистических отношениях. Он наносит хозяину тот или иной ущерб и вызывает у него различные защитные реакции. Среди кораллобионтов насчитывается чрезвычайно мало настоящих паразитов, причем все они, по сути дела, паразитируют не на колонии в целом, а на отдельных ее полипах. Известно, что развитие паразитизма — длительный эволюционный процесс, связанный с приобретением паразитом узких адаптаций к данному хозяину.

По-видимому, специализация паразитов каждый раз заходит настолько далеко, что они уже не могут перестроиться и перейти от паразитирования на особи к паразитированию на колонии особей. Из числа кораллобионтов паразитический образ жизни ведут морские пауки (*Pantopoda*).

Комменсалы пользуются защитой со стороны хозяина, пытаются остатками его пищи или другими его сожителями. Несмотря на одностороннюю выгоду, настоящих антагонистических противоречий между комменсалом и хозяином не возникает, хотя в ряде случаев комменсализм стоит очень близко к паразитизму. Среди других кораллобионтов комменсалов больше всего. Часть из них (настоящие комменсалы) получает в колонии коралла постоян-

152. Морские многощетинковые черви сабелластарты *Sabellastarte indica*, живущие в толще коралла поритес, выставили наружу венчики своих разветвленных жабр, которые служат им и для дыхания, и для захвата пищи.

The sea polychaet worms *Sabellastarte indica* living inside the body of the coral *Porites* sp. push their ramified gills outside and use them both for breathing and catching food.





ное убежище и питается, поедая других кораллобионтов. Таковы все десятиногие раки, некоторые офиуры и морские звезды.

В отличие от них квартиранты используют своего хозяина лишь для поселения, но пытаются они не за счет других кораллобионтов, а получают пищу извне. Если квартирант поселяется на поверхности тела хозяина (в применении к кораллобионтам — на поверхности колонии), то он получает название эпиона. Чаще всего это маленькие двустворчатые моллюски, например молодь жемчужницы (*Pteria*), а также усоногие раки из рода лепас (*Lepas*).

Эпгоны проникают внутрь колонии или отдельного коралла. Они не наносят серьезных повреждений хозяину, как это имеет место в случае Поселения деструкторов-калькаротеребраторов. Будучи комменсалами, эпгоны не пытаются за счет коралла или других кораллобионтов, но иногда вызывают у хозяина ответную реакцию, приводящую к образованию галлоподобных изменений.* Наиболее типичные эпгоны — это различные усоногие раки (*Cirripedia*), а также ряд двустворчатых моллюсков, в первую очередь маленькие тридакны (*Tridacna crassa*). Эпгоны, как правило, не безразличны к выбору вида коралла-хозяина. Поскольку на месте поселения некоторых эпгонов погибает, колония все же получает некоторый ущерб, из чего можно заключить, что эта группа кораллобионтов находится на пути к паразитизму.

Простые квартиранты, которые также относятся к симбионтам, используют в качестве убежища не сам

организм хозяина (в данном случае — колонию кораллов), а построенные хозяином норки, трубы либо даже пространство около хозяина, если оно находится под его защитой. В. А. Догель (1947) в качестве примера квартирантства приводит случай сожительства молоди некоторых морских рыб с медузами: рыбки держатся в сфере действия жгучих шупалец крупной медузы и в случае опасности прячутся под зонтиком хозяина. Точно также некоторые коралловые рыбки, например ярко-синие хромисы (*Chromis*) или полосатые абу-дефдефы (*Abudefduf*), находят спасение, скрываясь при малейшей тревоге внутрь кораллового куста, около которого они постоянно

* Галлачи называют залогические разрастания тканей растений,ываемые некоторыми насекомыми, клещами и круглыми червями. Типичный пример галла — чернавильные орешки на листьях луба, которые вызывает личинка членьюкого перепончатокрылого насекомого — обыкновенной лубовой галины.

153. Бесстебельчатые морские лилии встречаются в зонах рифа вне действия прибоя. На рифах обитает несколько видов бесстебельчатых морских лилий. На этом снимке видны *Comantharia grandicalyx* (желтого цвета), *Comanthina* sp. (двухцветная) и две *Tropiometra* sp. (черного цвета).

Acaulescent sea lilies occur in reef zones at a distance from the surf. Several species of these lilies are reef residents. Here the *Comantharia grandicalyx* (yellow), *Comanthina* sp. (two-coloured) and two specimens of *Tropiometra* sp. (black) are seen.

держатся. Нами замечено, что многие такие рыбки не покидают определенное пространство и охраняют его от вторжения конкурентов. Простое квартирантство, по-видимому, следует считать одним из самых начальных этапов образования симбиотических отношений между кораллобионтами и кораллами. Оно, по сути дела, очень мало отличается от случайного поселения.

Случайные поселенцы — это те члены кораллового биоценоза, которые безразличны к выбору места укрытия или субстрата. Они в равной мере используют для этих целей не только живые и отмершие кораллы, но и любые другие подводные предметы. Так, маленькие осьминоги иногда забираются внутрь полостей в коралле, но столь же часто их можно обнаружить под известняковыми плитами и даже в выброшенных глиняных горшках. В тех случаях, когда такие организмы (водоросли, гидроиды, губки, некоторые боконервные и брюхоногие моллюски, морские лилии, рыбы) поселяются на колонии коралла или укрываются в ней, они формально должны быть отнесены к числу кораллобионтов, хотя при иных обстоятельствах эти растения и животные могут встречаться вне биоценоза кораллового рифа.

Во время экспедиций в тропическую зону Тихого океана нами были изучены кораллобионты, поселяющиеся на 20 видах различных герматипных кораллов, и выявлен целый ряд общих закономерностей, позволяющих судить о значении взаимоотношений между кораллами и кораллобионтами для динамики жизни всего сообщества (Наумов и др., 1980). Оказалось, что к кораллобионтам может быть отнесено большое количество видов животных и растений. В тесные экологические взаимоотношения с кораллами вступают представители самых разнообразных систематических групп.

На всех обследованных видах кораллов в числе кораллобионтов обнаружены губки. Нужно отметить, что в ряде случаев крайне трудно правильно квалифицировать истинный статус этих низших беспозвоночных. Многие губки сами относятся к рифообразующим организмам. Иногда они из-за недостатка жизненного пространства на рифе обрастают колониями кораллов либо тесно соприкасаются с ними. В таком случае губок нельзя относить к числу кораллобионтов, ибо в биоценозе рифа они играют ту же роль, что и герматипные кораллы.

Кишечнополостные — одна из самых малочисленных и бедных видами групп кораллобионтов. Они представлены нескольки-

154. Чешуйчатая тридакна *Tridacna squamosa* среди колоний кораллов поритес *Porites* sp.

Tridacna squamosa among the colonies of coral *Porites* sp.





ми видами гидроидов, актиниями и альционариями из рода ксения (*Xenia*). Все перечисленные кишечнополостные должны быть отнесены к группе случайных поселенцев. В более тесные отношения с кораллами они не вступают. По-видимому, в этом случае проявляется одна из общих закономерностей, характерных для различных форм симбиоза: известно, что близкородственные формы крайне редко вступают друг с другом в симбиотические отношения. На против, большинство комменсалов, паразитов и мутуалистов обычно избирают себе хозяина из систематически далека отстоящих групп.

Так же очень редко вступают в сожительство с герматипными кораллами плоские и круглые черви. Несколько чаще среди кораллобионтов встречаются представители сипункулид (*Sipunculida*), эхиурид (*Echiurida*) и кольчатых червей (*Annelida*). Они никогда не создают высокой биомассы, плотность их поселения, т. е. количество экземпляров на 1 кг коралла, также обычно невелика. Исключение составляют только тонкие многощетинковые черви (*Rhynchaeata*), поселяющиеся в пространствах между скелетными трубками и внутри пустых трубок коралла-органчика. Там их бывает до 60 экземпляров на 1 кг коралла.

Боконервные моллюски, как правило, поселяются на коралле случайно. В равной мере они могут избирать любой другой твердый субстрат. То же касается и большинства брюхоногих моллюсков, однако среди них есть виды, которые связаны с кораллами более тесными облигатными отношениями. Как правило, такие моллюски относятся к деструкторам-текстовораторам. Выше уже говорилось о питающихся тканями мягких кораллов крупных брюхоногих моллюсках овулах. Тканями альционарий пытаются также брюхоногие моллюски витулярия (*Vitularia miliaris*), но поселяются они не на поверхности, а внутри колонии. В связи с этим раковина витулярии претерпела сильные изменения: уменьшилась толщина ее стенок, не развит наружный глянцевый слой, столь характерный для большинства мелководных тропических гастропод.

В толще скелета колоний поселяются двустворчатые моллюски из группы деструкторов-калькаротеребраторов, которые уже были описаны выше. Важно отметить, что почти все они были обнаружены в кочковатых или шаровидных колониях, т. е. в кораллах с массивным скелетом.

Первое место по численности среди кораллобионтов принадле-

155. Рыбы-квартиранты используют альционарии как убежище.

The fish-tenants use the alcyonarians as a shelter.

жит различным ракообразным. Они представлены всеми подотрядами десятиногих, а также равноногими, бокоплавами, стоматоподами и усоногими. Почти все они (исключение составляют усоногие) относятся к настоящим комменсалам. Наиболее многочисленны из ракообразных представители раков-щелкунов (*Alpheidae*) и маленькие крабы семейства ксантид (*Xantidae*).

Среди иглокожих в качестве кораллобионтов чаще других отмечены морские ежи (обычно это деструкторы-калькаротеребратры) и оphiуры. Реже встречаются голотурии и морские звезды. Бесстебельчатые морские лилии, изредка прикрепляющиеся к кораллам должны квалифицироваться как случайные поселенцы.

С кораллами экологически связано большое число различных рыб. Часть из них относится к простым квартирантам. Такие рыбы кормятся вне пределов пространства, занятого самой колонией, но в непосредственной близости от нее и в случае опасности немедленно скрываются между ветвями коралла. Некоторые виды перешли от квартирантства к комменсализму. Они вообще не покидают колонию хозяина, где находят укрытие и пищу. Как те, так и другие легко попадают в руки исследователя; их количество хорошо поддается учету. Этого нельзя сказать о тех коралловых рыбах, которые питаются полипами хозяина, но не прячутся внутри колонии. При опасности такие рыбки стремительно расплываются в разные стороны. Их стайки постоянно бродят над рифом и не придерживаются определенных его участков.

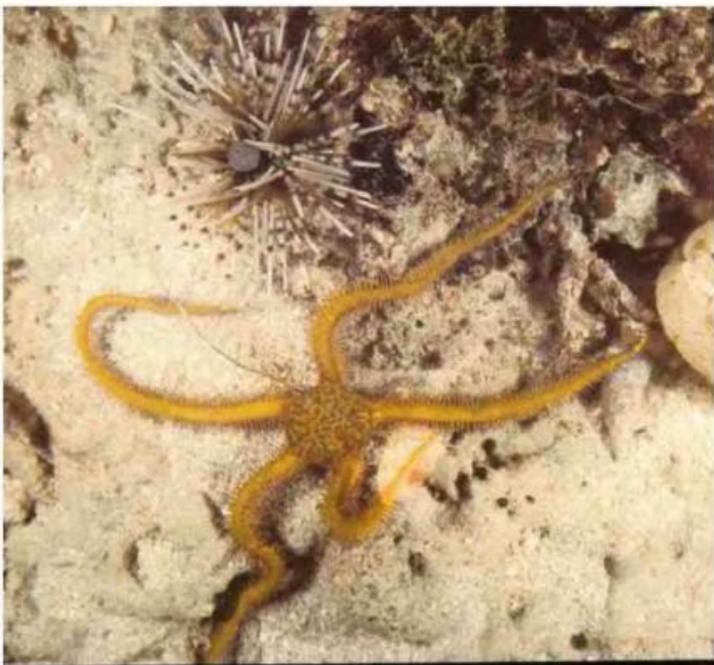
Распределение кораллобионтов на колонии хозяина подчинено строгим закономерностям, даже подвижные кораллобионты всегда занимают определенные места. С одной стороны, локализация сожителей коралла определяется особенностями строения колонии хозяина, с другой — зависит от биологии самого кораллобиона.

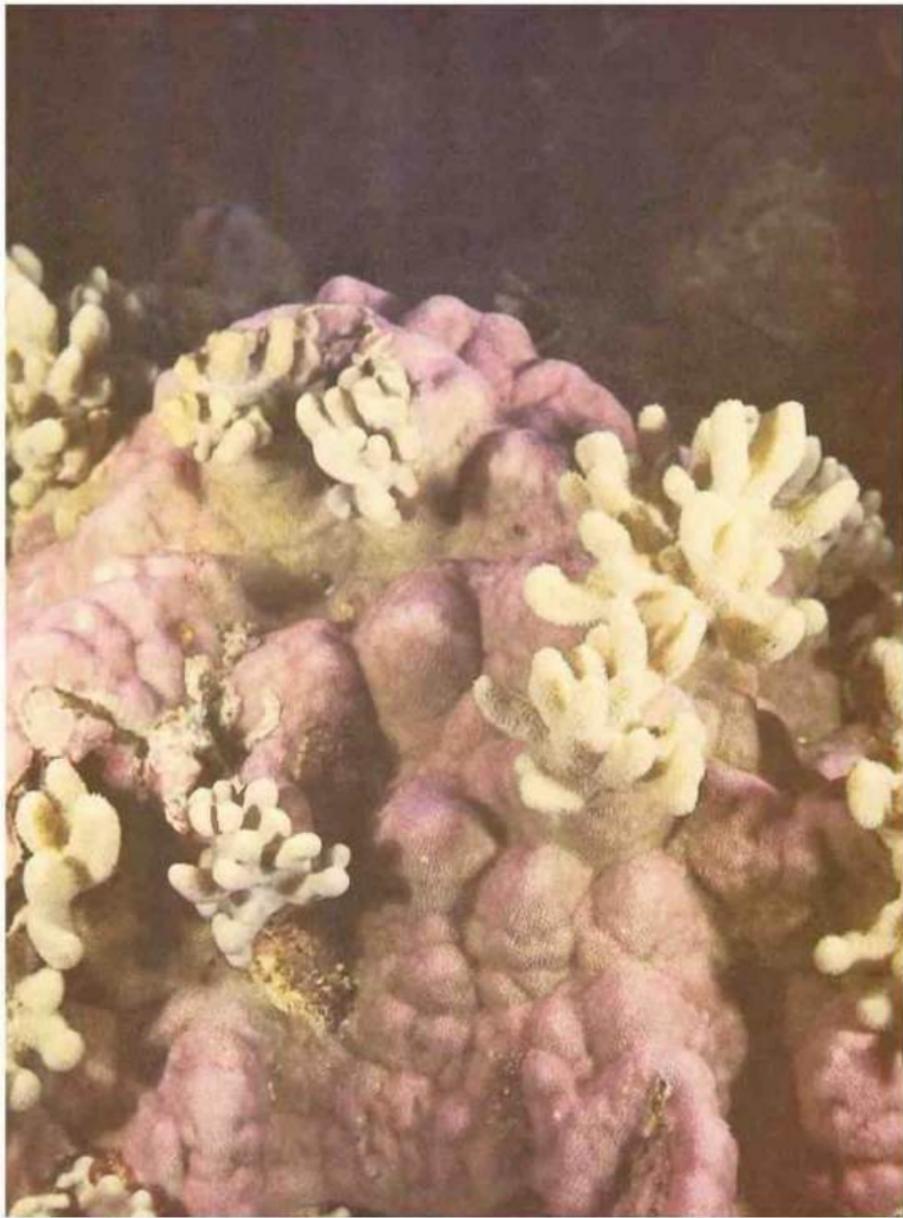
Почти все кораллобионты, живущие на нижних отмерших частях колонии хозяина, относятся к случайным поселенцам. Они используют коралл лишь в качестве твердого субстрата и совершенно безразличны к выбору вида хозяина.

Наибольшее число видов кораллобионтов, плотность заселения ими и высокие биомассы приходятся на живые части колонии, тогда как у населения отмерших частей эти показатели всегда значительно ниже.

На состав фауны и флоры кораллобионтов существенное влияние оказывает форма колонии хозяина — от нее зависят средние размеры, биомасса и форма тела сожителей коралла. Наиболее

156—157. Экологическое значение оphiур и голотурий еще не изучено.





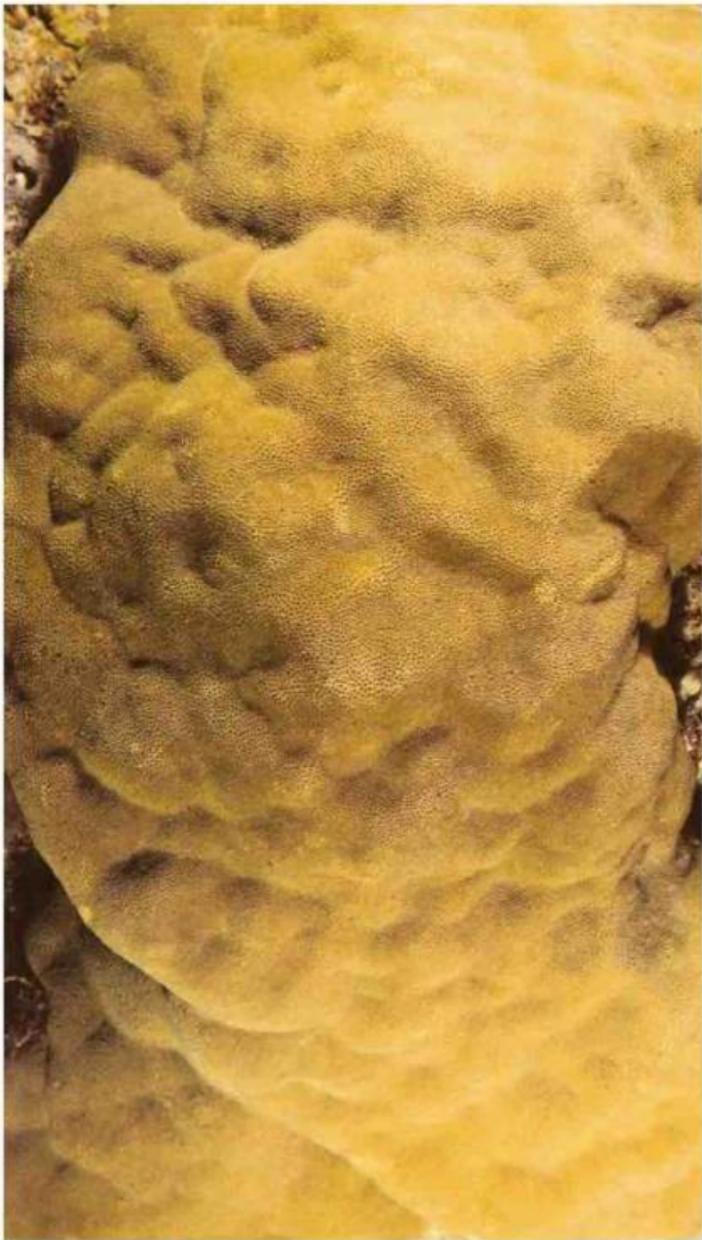
ярко эта закономерность проявляется в формировании состава кораллобионтов организма, среди которых преобладают тонкие червеобразные организмы, поселяющиеся в узких трубках отмерших полипов хозяина и в полостях между этими трубками. Вообще, чем более густо разветвленна колония, тем меньше по размерам кораллобионты, однако их число всегда выше, чем на колониях с редким ветвлением. Совершенно очевидно, что эти общие показатели зависят исключительно от структуры колонии и не связаны со специфичностью кораллобионтов к определенным видам хозяина. Так, по нашим данным, у систематически далеких друг от друга жгучих кораллов и сериатопор, имеющих сходные по структуре колонии, средний вес одного кораллобионаста равен 0,27 и 0,24 г соответственно. На 1 кг колонии *Millepora* приходится 37 особей кораллобионтов, общая биомасса которых равна 10,3 г. У колонии *Seriatopora* на 1 кг коралла приходится 45 особей кораллобионтов, и их биомасса составляет 10,7 г. При этом видовой состав кораллобионтов указанных двух видов кораллов совершенно различен.

Биомасса кораллобионтов древовидных колоний может быть относительно высокой за счет прикрепившихся к их ветвям крупных двустворчатых моллюсков. Биомасса кораллобионтов кустистых колоний зависит от степени густоты ветвления. Наименьшую биомассу имеют кораллобионты редко разветвленных колоний, по мере же усиления разветвленности биомассы и плотность поселения обнаруживает явную тенденцию к увеличению. Однако у самых густо разветвленных колоний биомасса снова несколько снижается, тогда как плотность поселения (число экземпляров на 1 кг колонии) продолжает возрастать. Слабо разветвленные колонии не обеспечивают кораллобионтов достаточным количеством пищи, и, кроме того, в таких колониях кораллобионты более уязвимы для хищников извне. В самых же густо разветвленных колониях не могут укрываться относительно крупные особи.

Плотность поселения, величина биомассы и размеры отдельных экземпляров кораллобионтов пористых колоний зависят от размеров и обилия пор и каналов. По-видимому, именно обилием тонких трубочек, остающихся после отмирания зоондов, и наличием массы узких полостей между трубками живых полипов объясняется своеобразие фауны кораллобионтов организма. Плотность поселений в организме на один-два порядка выше, чем в любом другом коралле (123 особи на 1 кг колонии), тогда как средний вес отдельного кораллобионаста на один-два порядка ниже

158. Массивные колонии с низкой биомассой.

The massive colonies with poor biomass.



обычного — он составляет всего 0,03 г. Относительно высока биомасса симбионтов листовидных колоний, несмотря на кажущуюся бедность их фауны: эти колонии населены крупными кораллобионтами, которые укрываются в складках между отдельными пластинами и в их пазухах.

Наиболее высокими показателями биомассы отличаются ячеистые колонии. Это вполне понятно, так как в ячейках, образованных листовидными выростами коралла, находят себе укрытие многие относительно крупные животные. Кроме того, в ячейках скапливаются детрит и ил, обеспечивая кораллобионтов пищей. Дисковидные колонии, напротив, одни из самых бедных как по составу фауны кораллобионтов, так и по их биомассе. Дисковидные колонии с более длинными и расчлененными ветвями заселены несколько больше, чем колонии с короткими нерасчлененными веточками.

Самая низкая биомасса кораллобионтов отмечается на массивных колониях — они не образуют естественных укрытий, и большая часть населяющих их организмов помещается в толще скелета коралла. Здесь развивается своеобразная фауна точильщиков и сверлильщиков, ходами которых пронизан весь скелет шаровидных и полушаровидных кораллов.

Почти лишены кораллобионтов крупные одиночные грибовидные кораллы. Пересмотрев сотни экземпляров этих кораллов, мы только один раз обнаружили небольшого двустворчатого моллюска-деструктора, сидевшего в открытой сверху полости на ротовой стороне коралла. Т. Горо и его сотрудниками (T. Goreau et al., 1969, 1970, 1972) был описан другой кораллобионт грибовидных кораллов — также двустворчатый моллюск, обитающий в толще скелета коралла и вызывающий у хозяина галлоподобные утолщения.

Состав фауны кораллобионтов зависит не только от формы колонии, но и от видовой принадлежности коралла-хозяина. Многие кораллобионты явно предпочитают селиться в кораллах одних видов и никогда не встречаются в других. Эта взаимная приуроченность, или специфичность, не зависит (или мало зависит) от географического положения рифа. Мы специально обследовали одни и те же виды кораллов в отдаленных друг от друга районах и всегда получали почти один и тот же набор кораллобионтов.

Число видов кораллобионтов, связанных с кораллом-хозяином, сильно колеблется в зависимости от вида коралла. Если у одиночных грибовидных кораллов известно только два вида коралло-

159. В таких колониях поселяются сверлящие моллюски.

Such colonies are settled by boring molluscs.

бионтов, а на дисковидных формах акропор обнаружено четыре вида, то с каждым видом яченстого или разветвленного коралла связано не менее 25 видов кораллобионтов. У наиболее густо ветвящихся жгучих кораллов и сернатопор число видов кораллобионтов приближается к 70.

В ряде случаев специфичность проявляется уже на уровне крупных систематических групп сожителей.

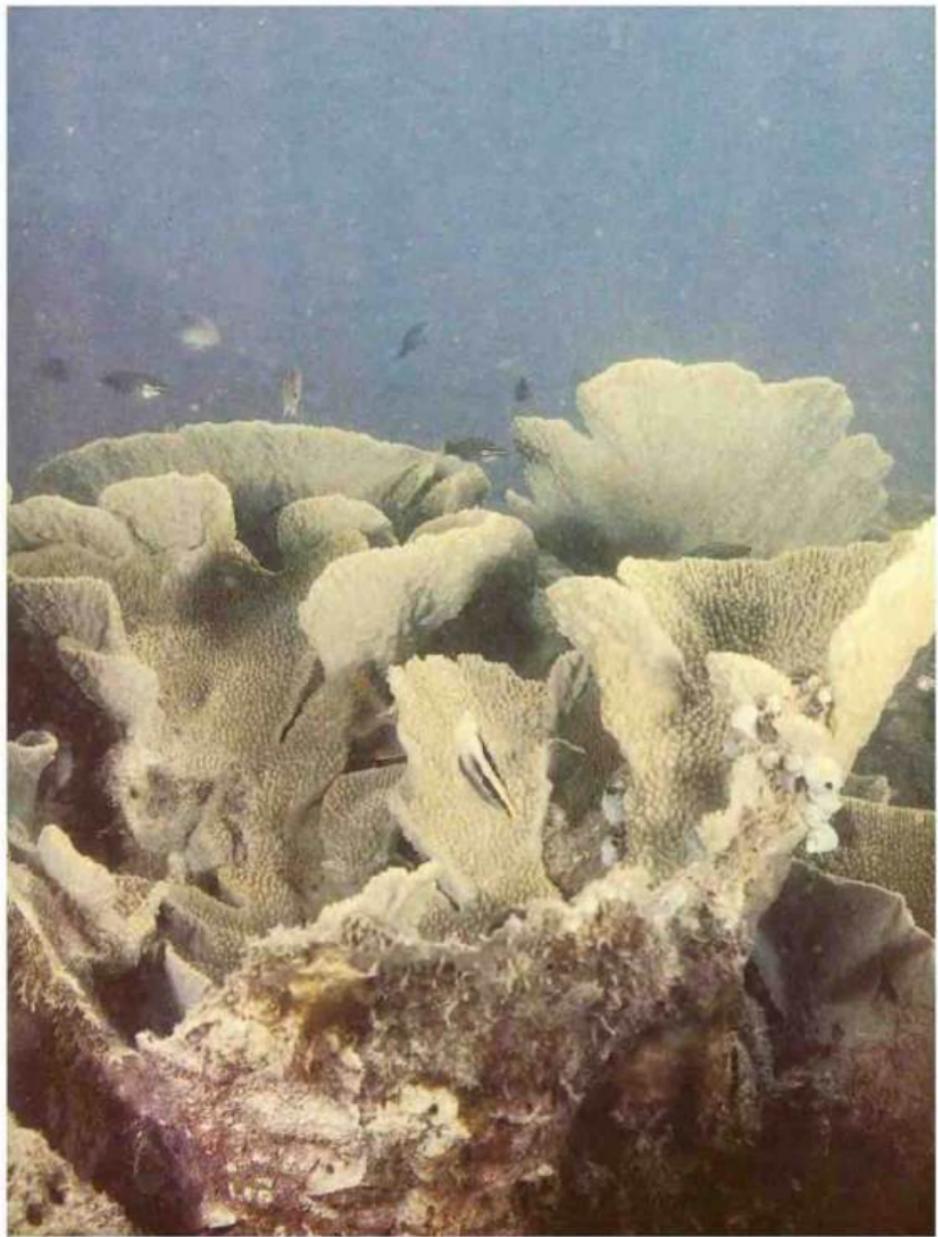
Несомненно, что значительное своеобразие кораллобионтов жгучей миллелоры (полное отсутствие водорослей, необычайно высокая биомасса иглокожих) связано именно со специфичностью. Ни на одном коралле, кроме миллелоры, нет такого разнообразия крабов (30 видов). Вместе с тем ряд групп кораллобионтов для миллелоры совершенно нехарактерен. К жизни между ветвями этого жгучего коралла приспособились лишь немногие виды рыб. Плотность их поселения в 30 раз ниже, чем на сходной по структуре колонии сернатопоры.

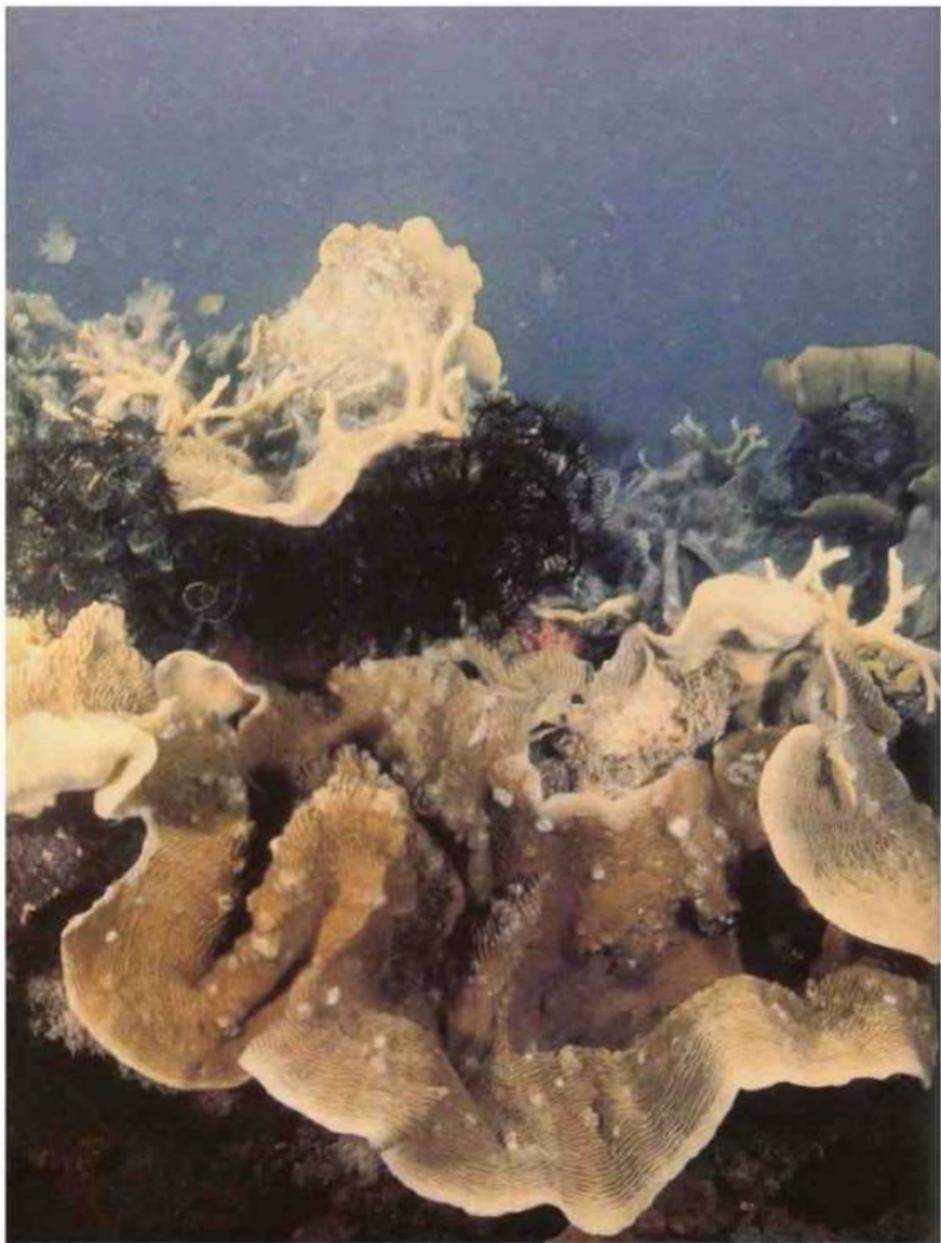
Приспособление кораллобионтов к жизни на определенном виде коралла находит яркое отражение даже во внешнем их облике. Так, все ракчи, поселяющиеся на розовых колониях поциллопоры и сернатопоры, имеют светло-розовую покровительственную окраску. Ни один из них ни разу не встречен в качестве сожителя бурых кораллов павона или монтипора. Крабы и другие свободноподвижные ракообразные, обитающие на павоне и монтипоре, окрашены в коричневый или черный цвет. Все кораллобионты голубого коралла имеют буроватый цвет с легким голубым оттенком, что вполне соответствует прижизненной окраске колонии хозяина.

Любая форма сожительства кораллобионтов с кораллами в той или иной степени выгодна для первых, так как они возлагают на хозяина залачу регулирования своих отношений с внешней средой.

В пределах экологической системы коралл — кораллобионты роль последних далеко не однозначна. Каждый из них характеризуется своим отношением к кораллу-хозяину, способом питания и набором пищевых объектов. Все водоросли характеризуются аутотрофным питанием, так как они строят свое тело за счет фотосинтеза. Значительная часть животных получает питательные вещества из пространства, окружающего колонию. Они либо отфильтровывают из воды мельчайшие живые организмы, служащие им пищей (фильтраторы); либо же поедают оседающие на колонии частицы отмерших растений и животных (дetrитофаги). Все они

160. Яченстые колонии с высокой биомассой.





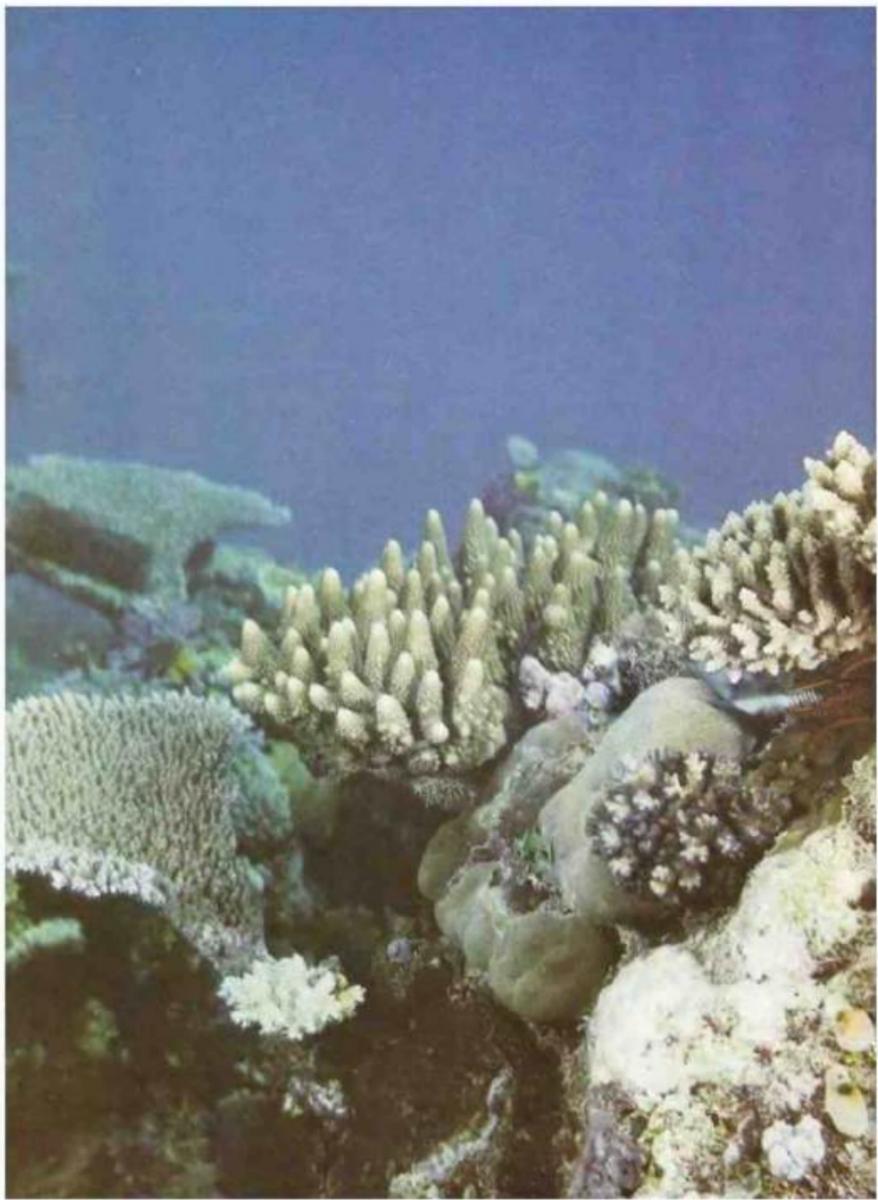
способствуют увеличению общей биомассы системы. За их счет питаются другие члены сообщества — растительноядные и хищники. Благодаря им происходит перераспределение органических веществ в пределах системы и преобразование растительных белков в белки животные. Наконец, часть кораллобионтов, в первую очередь хищники и рыбы-деструкторы, способствуют изъятию из системы органических веществ. О важности роли, которую играют в системе коралл — кораллобионты отдельные систематические группы последних, можно до известной степени судить по абсолютным и выраженным в процентах биомассам кораллобионтов. Обращают на себя внимание высокие показатели биомассы водорослей. В среднем (если не принимать в расчет миллелпору, вообще лишенную водорослей) их доля в общей биомассе кораллобионтов приближается к 43 %. Почти 1/3 биомассы всей фауны кораллобионтов составляют губки, около 1/4 — ракообразные. Четвертое и пятое места делят иглокожие и моллюски, шестое место занимают рыбы. Менее заметную роль (по величине биомассы) играют асцидии и черви. На долю всех остальных животных приходится меньше 2 % общей биомассы кораллобионтов.

Совокупность коралла с его кораллобионтами образует до известной степени замкнутую экологическую систему. Подавляющее большинство кораллобионтов никогда не покидает своего хозяина. Это справедливо не только для прикрепленных или неподвижных форм, но и для видов, обладающих способностью к передвижению. Колония коралла заселяется благодаря оседанию на ней планктонных личинок кораллобионтов или же вследствие полового и вегетативного размножения последних. Обычно в колонии хозяина проходит весь жизненный цикл кораллобионта или большая его часть. Здесь молодые организмы развиваются из яйца или личинки, растут, достигают половозрелости. Здесь они питаются и размножаются. Однако очевидно, что система коралл — кораллобионты не изолирована полностью. С одной стороны, за счет экзогенного материала в ней происходит накапливание органического вещества, с другой — часть этого вещества уходит из системы в результате выедания кораллобионтов и самих кораллов. Именно таким путем осуществляется перенос органического вещества от кораллов к свободноживущему (не входящему в число кораллобионтов) населению рифа.

Удельный вес кораллобионтов в общей биомассе кораллового рифа становится очевидным при сравнении отдельной

161. В глубине колонии укрываются крабы, креветки . . .

Further inside the colony there are crabs, shrimps . . .



колонии коралла с растениями и животными, обитающими в пространстве между колониями и в грунте. Такое сравнительное обследование было проведено в лагуне атолла Маракей (острова Гилберта) на глубине 0,6—1 м. Дно этой мелководной лагуны покрыто заиленным коралловым песком с обломками кораллов (80%) и отдельными изолированными колониями нескольких видов (20%). Больше всего здесь было голубых кораллов, они-то и дали нам сравнительный материал.

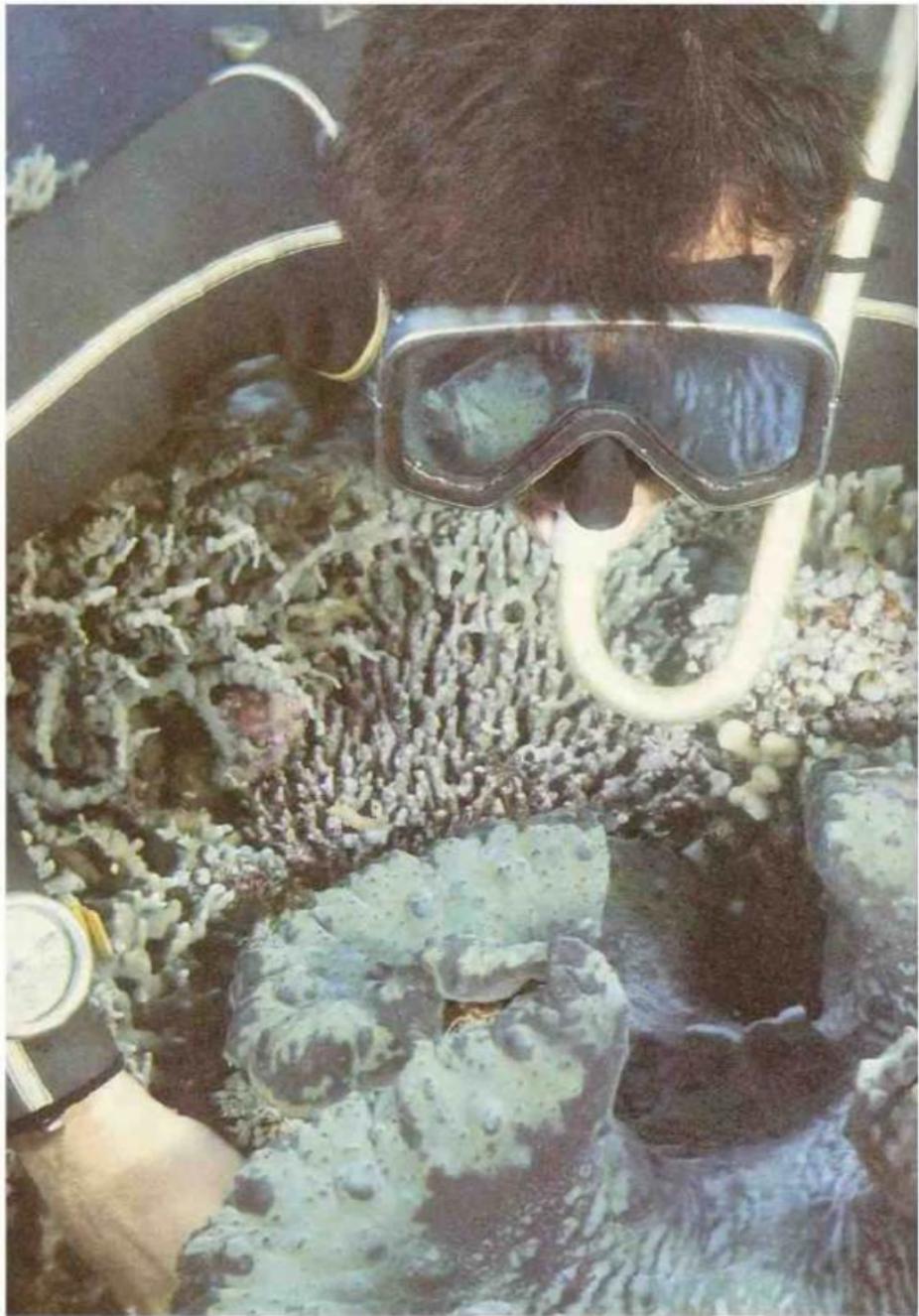
На дне лагуны атолла Маракей нами были обнаружены по одному виду губок, моллюсков и голотурий, два вида водорослей и четыре вида ракообразных, кроме того, в грунте обитали моллюски еще двух видов. Таким образом, вся свободноживущая флора и фауна насчитывала 11 видов. На 1 м² площади дна приходилось около 2000 особей (основное их число — 1846 экземпляров — составляли зарывающиеся моллюски); общая биомасса всех этих организмов — обитателей и грунта, и его поверхности — равнялась 591 г.

При обследовании же колоний голубого коралла ни один из этих организмов найден не был, зато в числе кораллобионтов оказалось 26 других видов. В нескольких колониях, занимавших общую площадь в 1 м², находилось 1800 особей кораллобионтов, биомасса которых составляла 2 кг. Таким образом, было установлено, что биомасса кораллобионтов почти в три с половиной раза превышает биомассу остальных рифовых организмов, обитающих на равной площади, а ведь она прежде вообще не учитывалась.

Столь же велико значение кораллобионтов в видовом разнообразии на рифе. Из приведенного примера яствует, что число видов кораллобионтов более чем вдвое превышает число видов остального населения лагуны. Следовательно, при определении биомассы (и продуктивности) рифа совершенно необходимо учитывать богатейшую фауну и флору кораллобионтов. Величина биомассы кораллобионтов, как уже было показано, в первую очередь зависит от структуры колонии коралла. Значит, приближенная оценка биомассы кораллового сообщества может быть дана по руководящим формам кораллов и степени покрытия ими площади, занятой рифами.

162. Форма колонии определяет состав кораллобионтов.

The form of colony determines the species composition of coral bionts.



6. АКУЛЫ И ДРУГОЕ

Несмотря на всю красоту подводных тропических садов, они таят в себе немало опасностей. Здесь речь пойдет не о кораблевождении в сложных условиях коралловых отмелей, а о хищных и ядовитых обитателях рифов.

Новичку, попавшему на коралловый риф, в первую очередь следует осторегаться случайного прикосновения к самим кораллам. Далеко не каждый исследователь рифов сталкивался с акулами или пострадал от яда коварной жгучей медузы, но уж наверняка он не раз поранился об острые концы ветвей колючих кораллов. Особен-но опасно находиться в зоне прибойных участков. Если волна бросит неопытного или неосторожного пловца на коралловый массив, он неизбежно получит глубокие рваные раны. Нередко в ранах остаются мелкие обломки скелета, вызывающие последующее нагноение. Даже небольшие царапины, оставленные кораллами, долго не заживают. Для обработки ран можно применять самые обычные средства — йод, зеленку и другие, но в условиях тропиков чаще всего с этой целью пользуются раствором меркурохрома, выдержавшего длительную проверку на практике. Меркурохром не вызывает побочных явлений, не прижигает и без того поврежденные ткани, долго не вымывается морской водой, сохраняя при этом свои антисептические свойства. Этот препарат отлично подсушивает рану, но на несколько дней окрашивает кожу в яркий алый цвет.

Хотя царапин и поранений практически никому не удается избежать, все же в профилактических целях на рифе следует работать в защитной одежде, несмотря на высокую температуру воды. Если нет специального облегающего резинового гидрокостюма, можно воспользоваться обычной штормовкой. Трикотажный

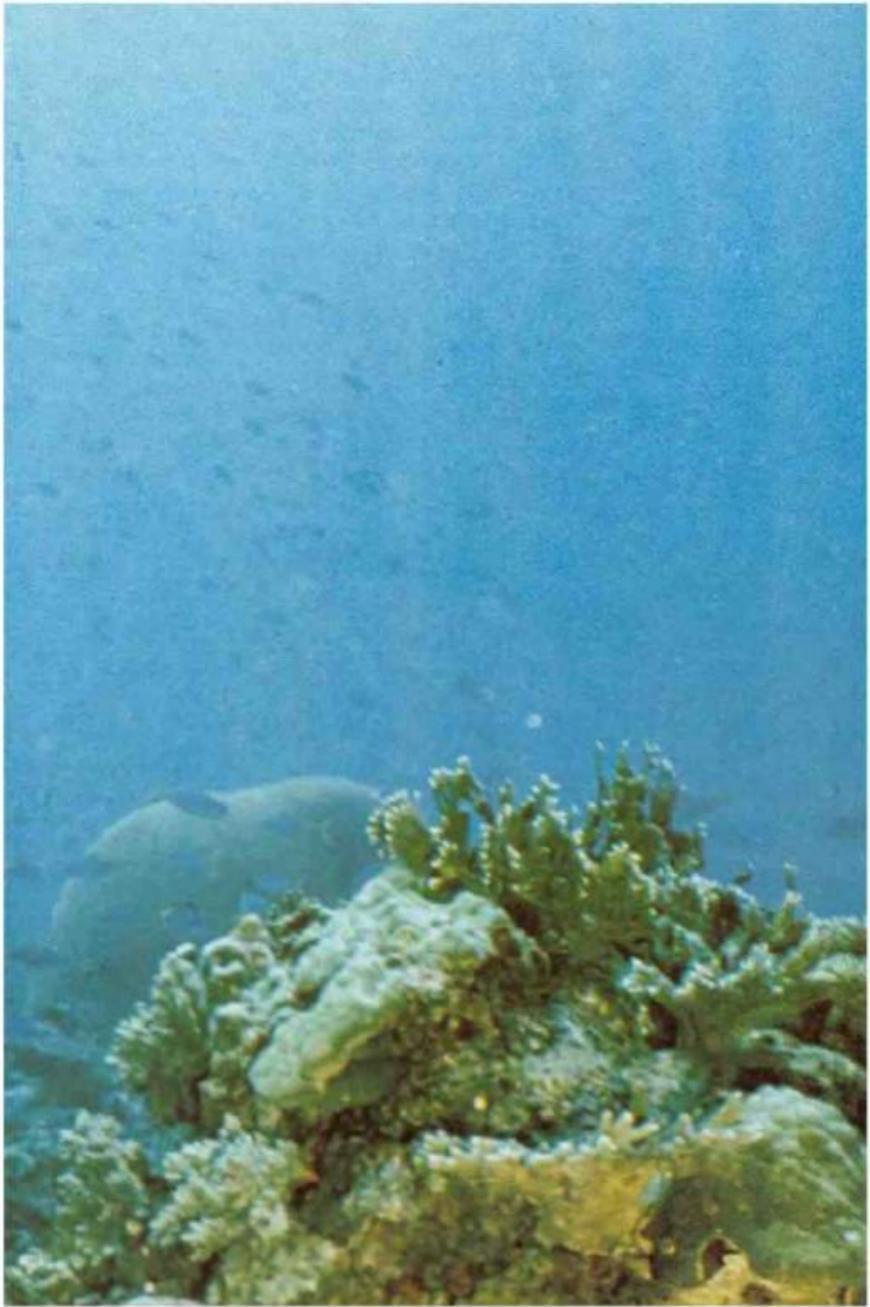
163. Тридакна раскрыла свои створки.

Tridacna has opened its valves.

164. На рифе работать без защитной одежды не рекомендуется.

It is not recommended to work on reef with no protective clothes. ▶





костюм совершенно непригоден для этой цели, так как обладает не- приятным свойством прочно зацепляться за любой выступ коралла при малейшем соприкосновении с ним. Ласты должны быть с закрытой пяткой, а ходить по рифу очень удобно в кедах с толстой подошвой. Необходимо также иметь перчатки, лучше всего нитяные — такие, в которых работают при разделке рыбы. Преллажаемая экипировка предохраняет не только от поранений, но и служит вполне надежной защитой от ожогов, вызываемых жгучим гидрокораллом миллелпорой и ядовитыми медузами.

Миллелпору (*Millepora*) легко узнать по нежному желтому цвету и отсутствию видимых невооруженным глазом кораллитов, форма ее колоний бывает достаточно разнообразной. Прикосновение к миллелпоре вызывает болезненные ощущения, похожие на ожог крапивой, и последующее покраснение пораженного участка кожи. Восприимчивость к яду миллелпоры неодинакова у разных людей, но в общем ее ожоги не очень опасны.

Этого нельзя сказать о страшной тропической медузе морской осе, или хиронексе (*Chironex fleckeri*), и родственных ей медузах хиропсальмусах (*Chiropsalmus ventidjiki*, *Ch. quadrigatus*). Все эти крупные, величиной с литровую банку и более сцифоидные медузы имеют прозрачный цилиндрический колокол и четыре разветвленных светло-розовых шупальца, прикосновение которых к незащищенной коже нередко заканчивается трагически. В момент контакта с медузой пострадавший ощущает острую боль, как от удара хлыстом, и сильнейшее жжение пораженного участка; иногда он теряет сознание от болевого шока. Через несколько минут появляются первые признаки общего отравления — онемение губ, сухость во рту, затруднение дыхания. Немало пловцов погибло, потеряв сознание и утонув сразу же после прикосновения к морской осе, еще до того, как началось общее отравление. Отравление протекает чрезвычайно тяжело, особенно если площадь пораженного участка достаточно обширна, симптомы болезни крайне мучительны, и пострадавший непременно должен быть госпитализирован. Даже в случае благополучного исхода на коже долго остаются рубцы — следы от шупалец медузы.

Австралийские учёные Дж. Клиленд и Р. Саускотт (J. Cleland and R. Southcott, 1965) в своей книге «Поражение человека морскими беспозвоночными животными в австралийских водах» приводят сведения о 50 фатальных исходах ожога медузой. Смерть обычно наступала через 1—5 минут. Большинство жертв — дети и подрост-

165. Моллюсков следует брать только в перчатках.

Molluscs should be taken only with gloves put on.





ки, но среди погибших были и мужчины в расцвете сил.

Морская оса держится неподалеку от берегов, и ее можно встретить в самое разное время года. Мы имели возможность наблюдать этих медуз весной в Южно-Китайском море (на рифе у острова Калимантан). Они отличаются быстрыми порывистыми движениями и умением резко и неожиданно менять направление — сворачивать в сторону, подниматься или опускаться. За плывущей медузой тянется длинный шлейф разветвленных щупалец, способных далеко растягиваться и сильно сокращаться. В растянутом состоянии они становятся нитевидно тонкими и плохо заметны в воде. Один из участников нашей экспедиции, увидев вблизи от себя медузу, поплыл в сторону, но все же задел рукой за такую нить. Он был на мелком месте и, ощущив сильнейшую боль, смог встать на грунт и позвать на помощь. Опираясь на плечо подоспевшего напарника, пострадавший коснулся пораженной рукой его спины. Оказалось, что прилипший обрывок щупальца медузы еще сохранил свои опасные свойства, — страхующий немедленно почувствовал это. Поражение, очевидно, было совсем слабым, щупальце оставило на коже обоих следы длиной не более 10 см. Однако вскоре у того и у другого началось онемение губ и появилась сухость во рту. По счастью, симптомы общего отравления этим и ограничились, но на пораженных местах кожа вздулась, и рубцы сохранились более двух недель.

В толще воды над рифом попадаются другие жгучие кишечно-полостные — сифонфоры стефаномия (*Stephanomia bijuga*). Будучи прозрачными, они плохо заметны. Приглядевшись, можно увидеть слегка извивающийся совершенно бесцветный жгут толщиной примерно в палец, но несколько более длинный. За ним тянутся слабо-окрашенные длинные щупальцевидные придатки. Прикосновение к ним ощущается как ожог. Пораженный участок кожи краснеет и потом долго зудит, но этим действие яда и ограничивается.

На рифе обитает много различных колючих и кусающихся животных, некоторые из них плохо заметны благодаря покровительственной окраске или потому, что сидят в различных укрытиях. Другие же держатся на виду и кажутся совершенно безобидными. Чтобы уберечься от них, надо внимательно смотреть себе под ноги, не ощупывать рукой стеки пещер и полостей, ни в коем случае не прикасаться к неизвестным животным.

Бугорчатка, или камень-рыба (*Synanceja verrucosa*), прячется на дне, полузарывшись в песок. У нее на спине находятся ядовитые

166. Рыба-крылатка чрезвычайно эффектна.

The Pterois turkey fish is very gaudy.

железы и несколько коротких острых шипов, на которые легко на-
колоться босой ногой. Попавший в ранку яд вызывает сильнейшую
боль и общее отравление. Если отравление оказывается особенно
сильным, пострадавший может скончаться в результате паралича
и сердечной недостаточности; в случае благоприятного исхода пол-
ное выздоровление наступает лишь через несколько месяцев.

Чрезвычайно эффектная розово-красная, с белыми полосами
рыба крылатка (*Pterois*) защищена множеством ядовитых шипов.
Она держится открыто и совершенно непуглива. Неосведомленный
человек, прельстившись красотой и медлительностью рыбы, может
попытаться схватить ее рукой, за что немедленно расплачивается.
Отравление ядом крылатки хотя и не смертельно, но протекает
очень тяжело.

Кроме этих наиболее опасных рыб, в тропических морях есть
множество других более или менее опасных колючих рыб, воору-
женных ядовитыми лучами, плавниками и шипами. Обычно они не
представляют серьезной опасности для пловцов, ныряльщиков
и легководолазов. Но при подводной охоте и рыбной ловле иногда
все-таки происходят несчастные случаи, когда добывшую рыбу сни-
мают с гарпуна, крючка или выбирают из сетей. Сам по себе яд
обычно не вызывает серьезных отравлений, но при поражении в ра-
ну попадает инфекция, и неосторожный рыболов может надолго
выйти из строя.

В щелях и полостях рифа прячутся хищные мурены, обычно
выставив наружу только одну голову со зловеще приоткрытой
пастью и характерными трубчатыми выростами ноздрей. Прика-
саться к живой мурене ни в коем случае не следует: даже небольшие
рыбы, длиной в 15—20 см, смело вцепляются в руку и действуют
маленькими острыми зубами, как бритвой, нанося глубокие сильно
кровоточащие раны. Выгнанные из убежища крупные мурены мо-
гут даже преследовать человека и, догнав его, вцепляются мертвый
хваткой.

По форме тела мурены напоминают змей, которые тоже встре-
чаются на рифе. Большинство видов морских змей всю жизнь про-
водит в открытом океане, но некоторые из них выходят для раз-
множения на берег. Морские змеи никогда сами не нападают на
человека, но нужно помнить, что их яд значительно сильнее яда ко-
бры.

Известно около 50 видов морских змей, на рифах чаще других
встречаются представители плоскохвостов и ластохвостов. Как по-

167—168. Морские змеи над рифом.





казывают названия, хвостовые отделы тела этих змей уплощены и приспособлены для плавания. Большой плоскохвост (*Laticauda semifasciata*) может достигать 2 м в длину. Он окрашен в желтый или желтовато-бурый цвет, у некоторых экземпляров развит сероватый клетчатый рисунок. Существуют разные мнения о степени опасности этого вида. Хотя яд большого плоскохвоста чрезвычайно сильный, довольно часто его укус не сопровождается симптомами отравления. Некоторые авторы считают, что количество яда, выделяемое змеей при укусе, слишком мало, чтобы вызвать отравление человека, но более вероятно, что ядовитые зубы в некоторых случаях просто не достают до кожи, так как они расположены в глубине рта змеи. Поскольку известны и смертельные случаи, по всей видимости, связанные именно с этой змеей, правильнее относиться к плоскохвосту как к змее сильно ядовитой.

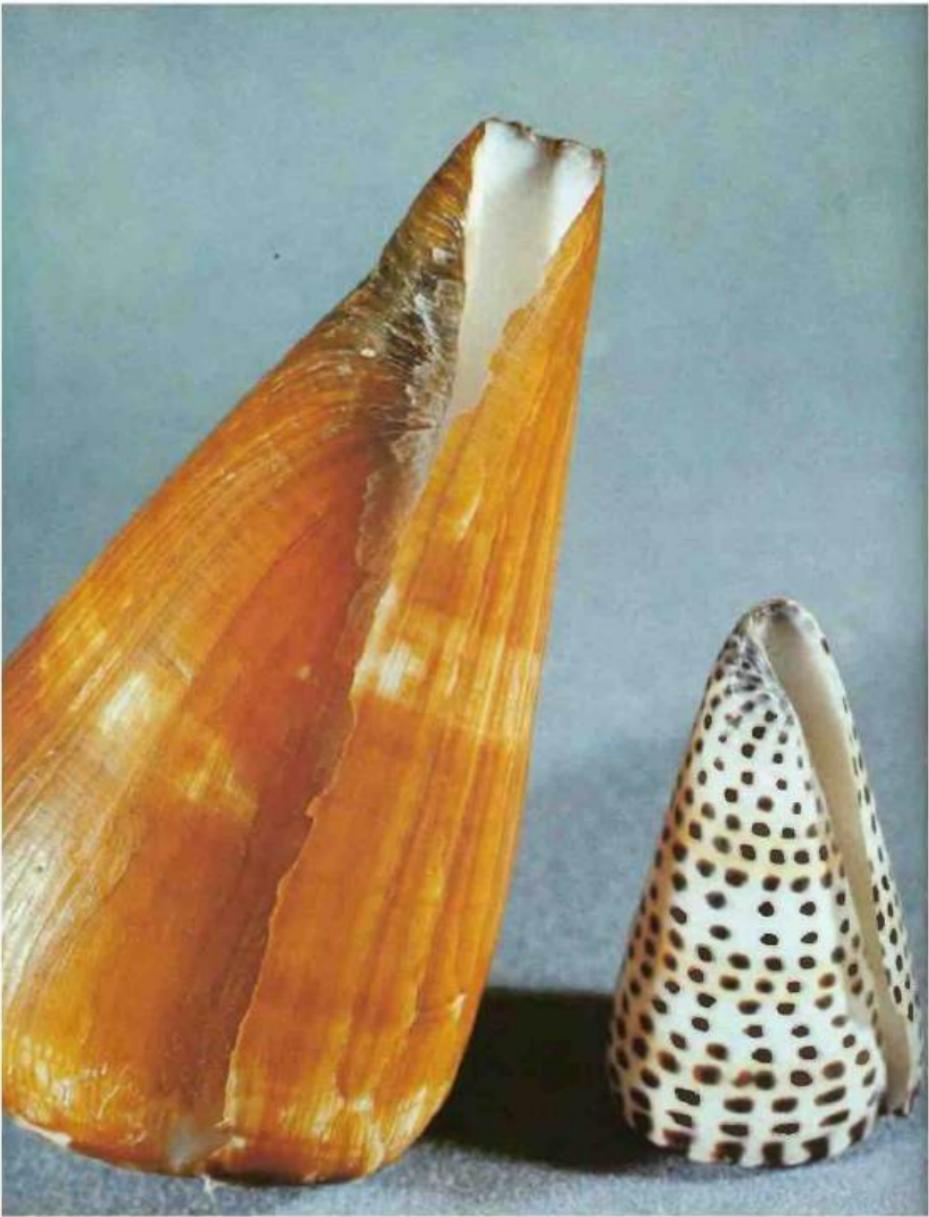
На банке Фантом и некоторых островах Большого Барьерного рифа этих змей так много, что за одно погружение можно встретить их более десятка. Плоскохвост либо спит на дне, спрятав голову среди кораллов, либо плавает у дна, тщательно обследуя в поисках пищи все углубления между кораллами, либо вслыхивает на поверхность, чтобы подышать воздухом. Поплавав у поверхности 2–3 минуты и отдохнувшись, змея вновь погружается на дно. В поисках пищи (плоскохвост питается мелкими донными животными и рыбой) он полагается в основном на осознание — тонкий, раздвоенный на конце язык быстро высасывается и втягивается назад, ощупывая углубления в коралах и под ними. Плавает плоскохвост довольно медленно, примерно с такой же скоростью, как и аквалангист. Заметив под водой человека, змея, видимо, принимает его за какой-то необычный коралл, несомненно, требующий исследования. Она немедленно меняет свой курс, подплывает вплотную, вертится рядом, стараясь залезть языком в углубления гидрокостюма и ощупать поверхность снаряжения и кожи. Если ей не мешать, то вскоре она убеждается в отсутствии пищи и теряет интерес к чело-

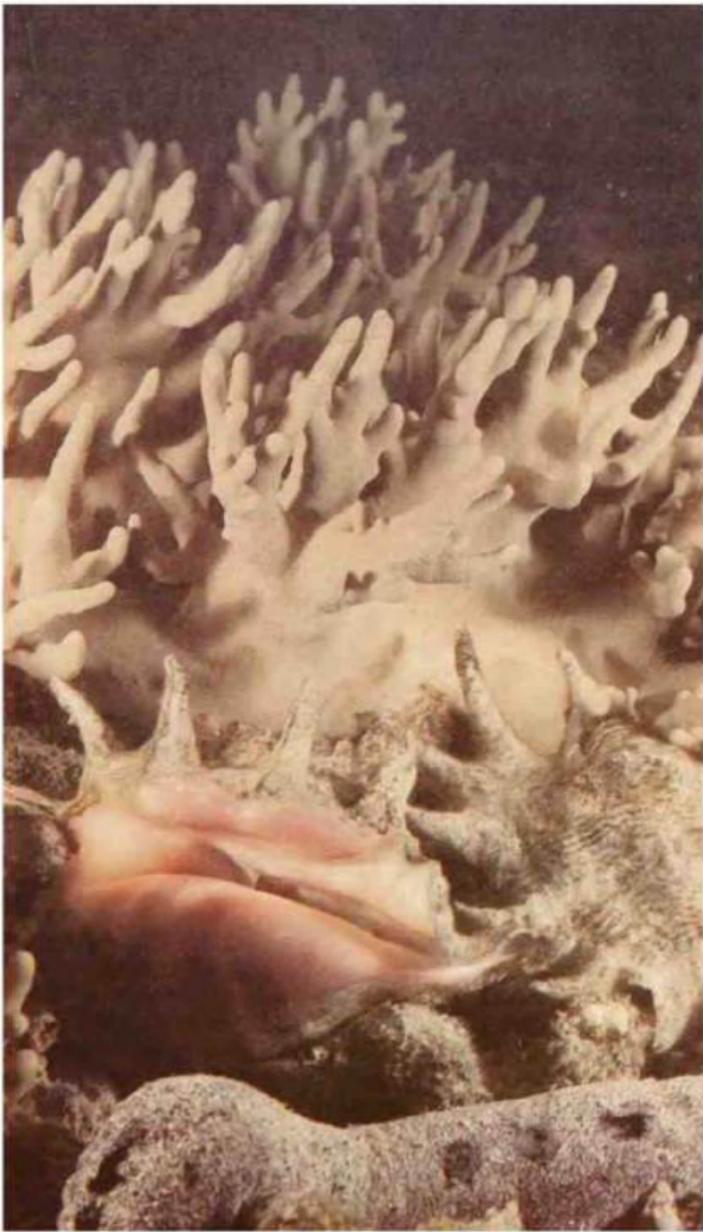
169. Приближаться к морскому ежу диадеме (*Diadema*) нужно с осторожностью.
The sea urchin *Diadema* should be approached with caution.

170. Эти моллюски хоть и очень красивы, но коварны.
Although very fine, these molluscs are very insidious. ▶

171. Рифовые моллюски ламбис на дне.
Reef molluscs *Lambis* sp. on the sea floor. ▶

- 172–173. Под мягкойmantней гигантской тридакны скрываются острые края створок.
Under the soft mantle of the gigantic tridacna are sharp edges of valves. ▶









веку. Такое поведение плоскохвоста поначалу достаточно неприятно, но потом к нему привыкаешь и уже не обращаешь на змею внимания. Иногда змея, а порой и целый кортеж из плоскохвостов сопровождает человека под водой либо плавает рядом с ним. Плоскохвосты служат объектом промысла, их добывают ради шкуры, а в Японии употребляют в пищу в жареном и копченом виде.

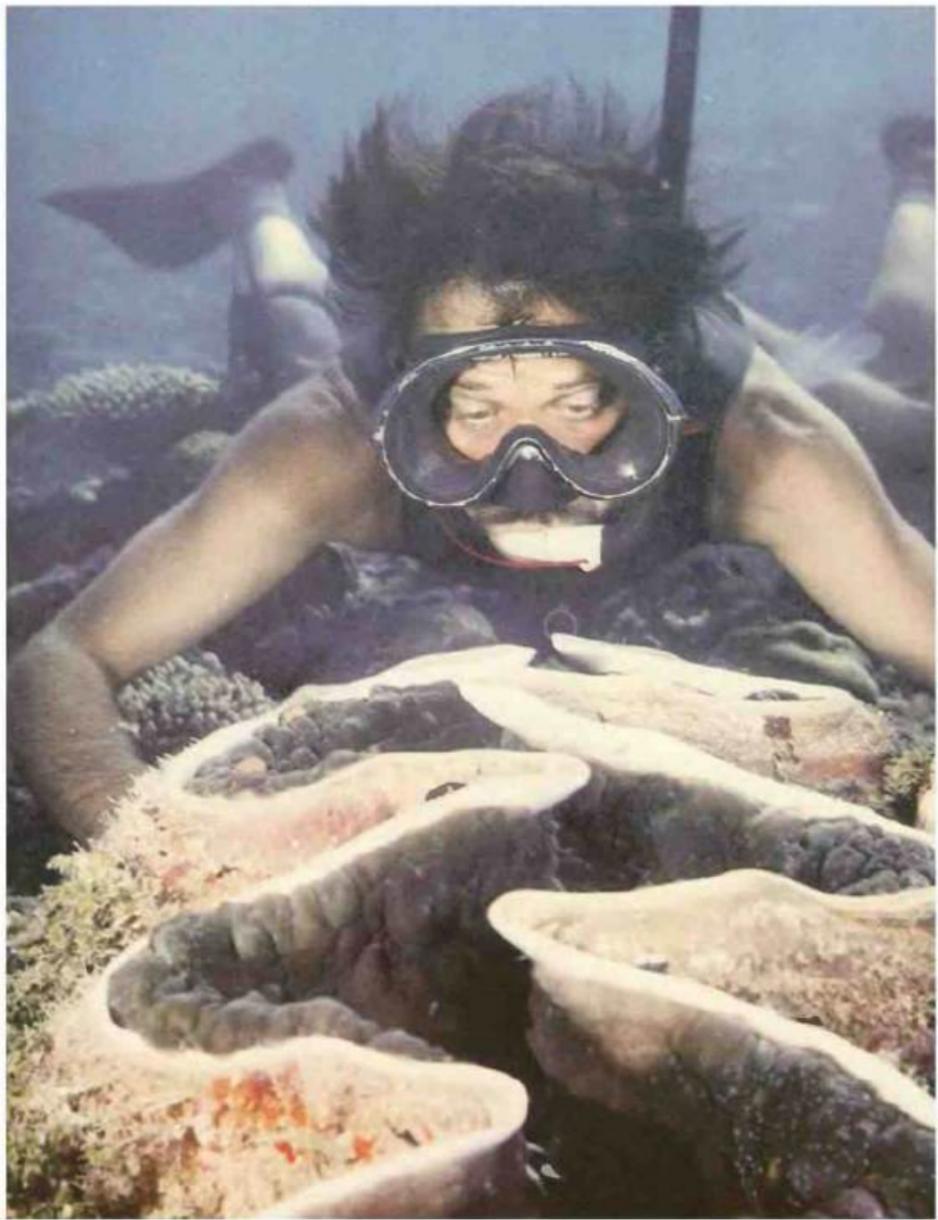
Ластохвосты обычно не превышают в длину 1—1,5 м, хотя среди них имеются самые крупные виды морских змей. Таков спиральный ластохвост (*Hydrophis spiralis*), достигающий 2,7 м в длину. Змею легко узнать по многочисленным поперечным темным кольцам. Ластохвост, как правило, не обращает внимания на человека. Эта змея может плыть прямо на аквалангиста, не сворачивая в сторону, и спокойно проходит мимо. Утверждают, что рот этих змей раскрывается так мало, что змея в состоянии укусить человека только за выступающие части — палец или мочку уха. Самец и самка отличаются по окраске. Брачные игры, во время которых змеи подолгу плавают рядом, переплетаются, образуя узлы, вновь развиваются и свиваются, представляют довольно своеобразное и красивое зрелище. В эти моменты они позволяют подходить к себе вплотную, чем и пользуются подводные фотографы.

Специалисты утверждают, что опасность представляют лишь немногие виды морских змей. Большая же часть их никогда не нападает на человека. Змея может укусить легководолаза или пловца лишь в том случае, если ее начинают отталкивать или играть с ней. В большинстве случаев жертвами оказываются дети, обнаружившие на пляже выброшенную морем змею, или рыбаки, разбирающие улов и не заметившие опасную добычу среди остальной живности.

В зарослях кораллов укрывается немало колючих, кусающихся и ядовитых беспозвоночных животных. Чаще всего неприятные инциденты возникают при близком знакомстве с иглами больших черных морских ежей из рода диадема (*Diadema*). Иногда они образуют массовые скопления в лагунах и тихих заводях, иногда поодиночке и группами укрываются в различных нишах и пещерках, медленно шевеля длиннейшими тонкими и очень ломкими иглами, похожими на вязальные спицы. Игла по всей длине покрыта зазубринами, направленными остриями назад. Она легко протыкает кожу и, глубоко воизвившись в мягкие ткани, обламывается. Любая попытка удалить застрявший обломок приводит к тому, что он толь-

174. Гигантская тридакна потенциально опасна для человека.

The gigantic tridacna is a potential danger to man.



ко глубже вонзается в кожу. При этом человек испытывает жгучую боль: внутри иглы проходит канал, по которому в ранку попадает яд. Хотя субъективные ощущения от уколов иглами диадемы весьма неприятны, серьезной опасности они не представляют. Острая боль проходит сравнительно быстро, а застрявшие под кожей обломки игл вскоре рассасываются или выходят наружу после легкого нагноения.

Морской еж токсопнеустес (*Toxopneustes*) внешне на ежа не похож, так как лишен характерных для этих животных игл. Он имеет вид вишнево-красного шара величиной с очень крупное яблоко. У всех морских ежей имеются многочисленные тонкие ножки (педициллярии), заканчивающиеся трехстворчатыми щипчиками, — щипчики служат для очистки тела от попавших частиц ила и экскрементов. У токсопнеустеса они играют еще и защитную роль. Через прокол крошечных щипчиков в ранку вводится яд, который парализует хищных морских звезд и других врагов морского ежа.

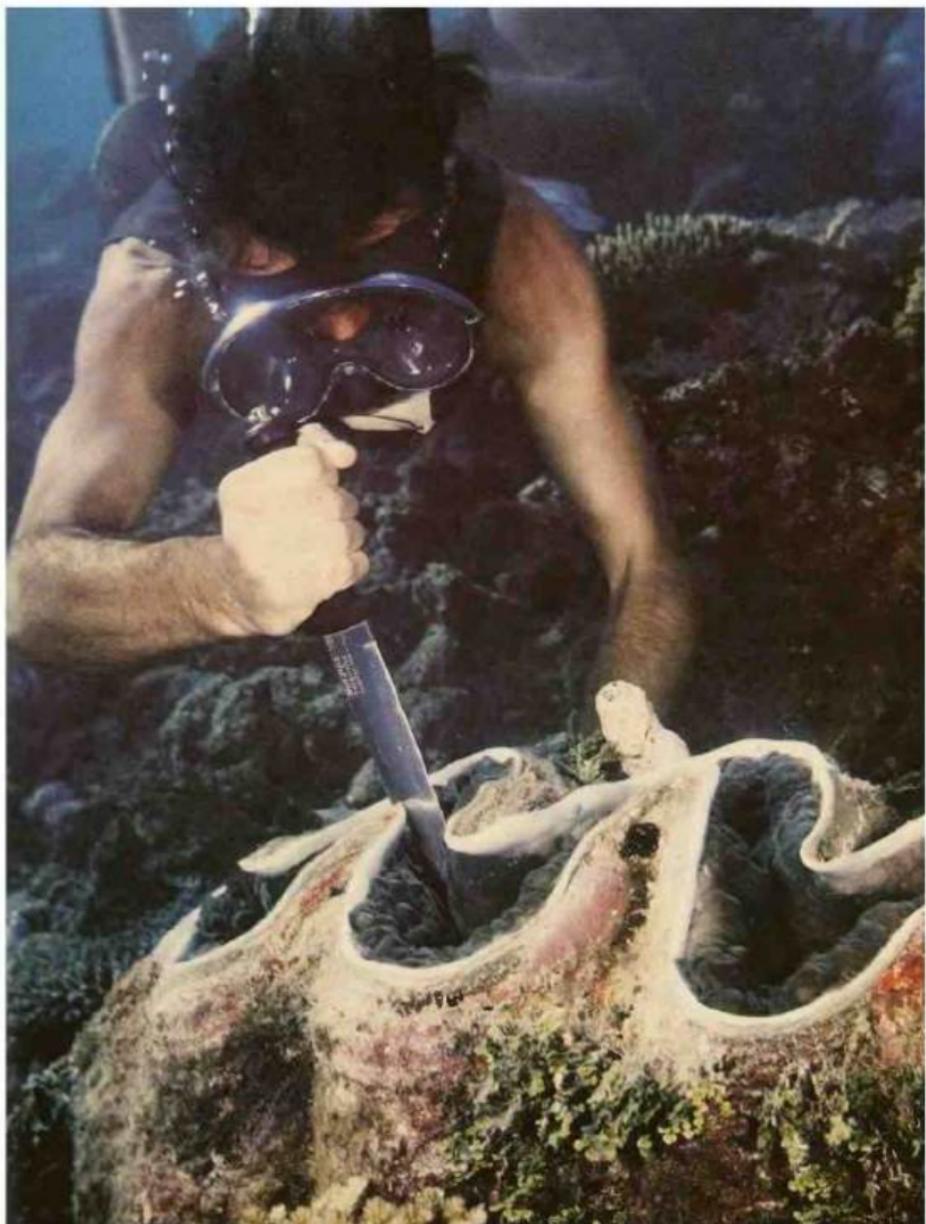
У человека яд токсопнеустеса вызывает сильную боль, быстро распространяющуюся по конечности вверх и достигающую области сердца. В результате общего отравления наступает паралич языка и мышц лица. Известны случаи смертельного исхода. К счастью, токсопнеустес, как и другие наиболее опасные рифовые животные, встречается довольно редко.

Известную опасность представляет собой и неоднократно упоминавшаяся выше морская звезда — терновый венец (*Acanthaster planci*). Первый раз мы столкнулись с этой звездой в 1960 году, задолго до вспышки ее массового размножения, когда обследовали коралловые рифы на южном побережье острова Хайнань. Извлекая из воды тогда еще очень редкую морскую звезду, один из участников экспедиции укололся пальцем об острый шип. Хотя ранка была совсем незначительной, в месте укola ощущалась сильная боль. К вечеру рука пострадавшего отекла, боль распространилась по всей ее длине от кончика пальца до плеча, начали развиваться некоторые симптомы общего отравления. В результате интенсивного лечения болевые ощущения были сняты, но полное выздоровление наступило лишь через несколько дней.

Из ядовитых моллюсков весьма обычны представители рода конусов (*Conus*), которых легко узнать по характерной форме раковины. Как правило, потревоженный конус втягивает тело в раковину. Но иногда пойманый моллюск, высунув голову с коботком,

175. Ныряльщик разделяет раковину под водой.

The diver cuts the tridacna underwater.





может сделать на коже ловца ранку, куда вводят яд, — правда, такие случаи бывают редко. Согласно статистике отравление ядом этого конуса в одном случае из трех приводит к смерти пораженного.

Особенно опасен крупный географический конус (*Coneus geographicus*), имеющий красивую глянцевитую раковину. Есть еще несколько ядовитых видов этого рода.

Известно несколько достоверных случаев смертельного исхода от укуса человека осьминогом (*Octopus*). Ядовитыми железами снабжены все осьминоги, которые используют яд для умерщвления добычи — моллюсков других видов, крабов. На человека осьминог никогда не нападает, но пойманное животное активно защищается и может вонзить в кожу свои острые роговые челюсти, похожие на клюв попугая. Опасны даже небольшие животные величиной всего 15—20 см.

Одним из очень опасных для человека, хотя и неядовитых рифовых моллюсков, считается гигантская тридакна (*Tridacna gigas*). Потревоженная тридакна со страшной силой смыкает створки своей раковины. Раздвинуть их не удается не только руками, но и ломом. По этой причине нужно быть осторожным при обращении со столь крупным представителем моллюсков. Однако опасность пленения гигантской тридакной все же преувеличена. Моллюск хорошо заметен благодаря своим размерам и яркой окраске мантии. Он возвышается над грунтом и, вопреки утверждениям некоторых авторов, не прикреплен к нему. Потревоженная тридакна смыкает створки вовсе не молниеносно, а довольно медленно, так что у человека остается вполне достаточно времени, чтобы успеть выдернуть из раковины случайно попавшую туда ногу или руку. Обычно у самых крупных моллюсков створки смыкаются не плотно — между ними остается довольно широкая щель. Если же все-таки конечность попала между захлопнувшимися створками, нужно немедленно перерезать мускул-замыкателем — работающий на рифе обязательно должен иметь при себе нож. При этом необходимо помнить, что пока моллюск продолжает расти, створки его раковины имеют очень острые края. В литературе на это обстоятельство нет указаний, но опыт нашей работы на рифах говорит о вполне реальной возможности получить глубокую резаную рану о край створки тридакны.

Кроме ядовитых и опасных морских животных, на рифах обитают также хищники, способные активно нападать на человека.

176. Подъем гигантской тридакны.

Taking up the tridacna to the surface.

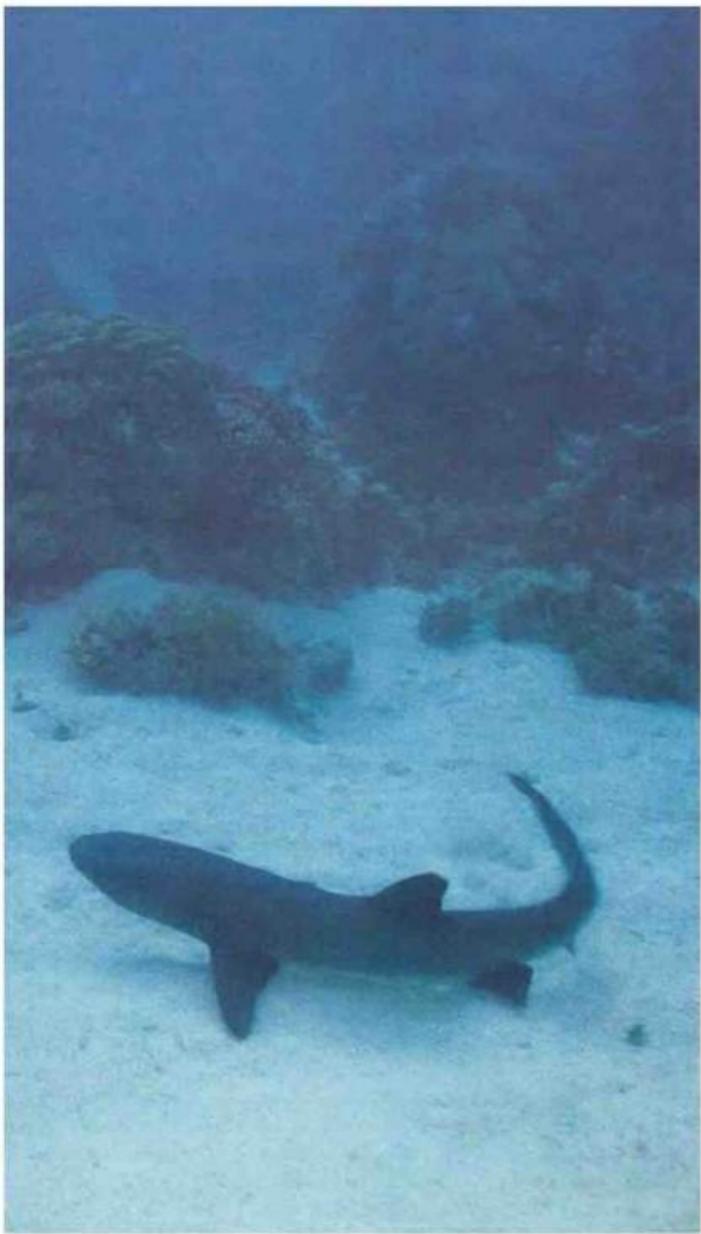
В лагунах и на внешней стороне кораллового рифа возможны встречи с крупными хищными рыбами — акулами, барракудами и груперами. Любая из этих рыб длиной более метра потенциально опасна для человека.

Одной из наиболее агрессивных рыб считается белая акула (*Carcharodon carcharias*) — ей приписывают многочисленные случаи нападения на пловцов, аквалангистов и даже на людей в лодках. Несколько лет назад на экранах прошел австралийский кинофильм «Голубая вода — белая смерть», авторам которого впервые удалось снять эту акулу под водой. Нельзя не признать, что мощь и агрессивность огромной рыбы оставляют сильное впечатление. К счастью, белая акула вообще редка и встречи с ней, по крайней мере в прибрежных водах, единичны. Киносъемочной экспедиции, специально искавшей белых акул, понадобилось несколько месяцев, чтобы встретиться с ними. Авторы этой книги белых акул на рифе не видели ни разу, чего нельзя сказать об акулах других видов. Нам не раз приходилось прерывать работу, когда поблизости неожиданно появлялись эти морские хищницы. Большая акула атаковала одного из наших аквалангистов, увлекшегося сбором проб на глубине около 8 м с внешней стороны атолла Маракси. Его напарник, вовремя заметивший опасность, отогнал акулу лыжной палкой, которую постоянно имел при себе именно для таких случаев. Группа акул помешала провести некоторые намеченные работы при обследовании восстанавливающегося рифа вблизи города Маданга (Новая Гвинея).

Во время работ «Каллисто» на склонах банки Фантом почти при каждом погружении можно было видеть одну или нескольких акул, медленно крейсировавших вдоль склонов в поисках добычи. Это были, как правило, длиннорукие акулы (*Pterolamiaops longimanus*) длиной от 1,5 до 2,5 м. В большинстве случаев они почти не обращали внимания на легководолазов и спокойно проходили мимо, но иногда круто поворачивали и шли прямо на пловца. Если человек резко бросался навстречу акуле, она тут же уходила в сторону и продолжала свой путь вдоль склона. Но случалось, что ее приходилось отталкивать дубинкой. Самым неприятным в этой экспедиции был тот случай, когда один из научных сотрудников собирал материалы для карты распределения кораллов на банке. Он плыл на специальной доске — акваплане на буксире за мотоботом, когда стая длинноруких акул бросилась вслед за ним. Он сделал крутой поворот и направил акваплан прямо на акул, однако против

177. Рифовая акула.

Reef shark.



ожидания это не обратило хищниц в бегство, так что погружение пришлось прервать.

Опыт общения человека с акулами в природных условиях говорит о том, что почти невозможно предугадать поведение этих рыб по отношению к людям, находящимся в воде. Вместе с тем большинство специалистов справедливо утверждает, что акулы, как и всякие другие хищники, в первую очередь нападают на более слабых или больных животных. Несоштатный пловец, неловко баражющийся у поверхности воды, невольно привлекает к себе внимание акулы и потому подвергается большей опасности, чем спокойно работающий аквалангист. Несомненно также, что агрессивность акул резко возрастает, когда они почуяют запах крови. Человек, получивший даже незначительную рану, не должен больше оставаться под водой. Нередко акулы нападали также на спортсменов, загарпунувших крупную рыбу. Поэтому нужно взять за правило не ловить рыбу и не бросать в воду остатки пищи вблизи места работы или купания. Ни в коем случае нельзя, сидя в лодке, опускать за борт руку или ногу и болтать ими. Плеск воды и беспорядочные движения могут послужить для акулы сигналом к атаке.

Для защиты от акул предложены различные средства — от простой палки до ультразвуковых приборов. Палка пользуется наибольшей популярностью, так как она позволяет оттолкнуть акулу, если та приближается вплотную. Обычно акула не повторяет нападения, но если крупная белая или тигровая акула нападет всерьез, то в этом случае палка делу не поможет. Все другие средства защиты, часто широко рекламируемые, в действительности очень трудно проверить на практике, чтобы можно было объективно определить их эффективность.

Во всяком случае, работать на рифе необходимо в паре, причем страхующий должен вести круговое наблюдение, а при появлении акул нужно немедленно выйти из воды.

Потенциальную опасность представляют собой также барракуды. В некоторых районах Вест-Индии этих рыб боятся даже больше, чем акул. Интересно отметить, что в Индийском и Тихом океанах барракуды не пользуются столь дурной репутацией.

В пещерах и гротах, часто образующихся на риф-роке, нередко укрываются крупные каменные окунь, или груперы. Старые особи некоторых видов достигают в длину свыше 3 м и весят при этом до 230 кг. Они не представляют собой прямой опасности, но, учитывая их любопытство, бесстрашие, прожорливость и огромную пасть, лучше держаться подальше от этих рыб.

Кроме крупных хищных рыб, на рифах можно встретиться еще с одним страшным хищником — гребнистым крокодилом (*Crocodil-*

Ius porosus). В отличие от всех своих сородичей, населяющих исключительно пресноводные бассейны, гребнистый крокодил охотно уходит в соленую воду, и его неоднократно видели в открытом океане на расстоянии 1000 км от ближайшего берега. Благодаря этому гребнистого крокодила можно увидеть на любом из островов тропической зоны западной части Тихого и восточной части Индийского океанов, а также по берегам юго-восточной Азии и северной Австралии. Известно много случаев его нападения на людей, находившихся в воде, так что повсюду он пользуется дурной славой.

Человек издавна вел промысел гребнистых крокодилов ради кожи и мяса, что привело к резкому снижению их численности. В Австралии этот вид пресмыкающихся теперь находится под охраной, но на Новой Гвинее и на Соломоновых островах по сей день на крокодилов ведется неконтролируемая охота. Гребнистые крокодилы сейчас весьма малочисленны, и некоторые специалисты считают, что опасность их нападения почти равна нулю. Тем не менее летом 1971 года неподалеку от города Маданга (Новая Гвинея) гребнистый крокодил утащил одного аквалангиста буквально на глазах у двух его товарищей (Наумов, 1975). По-видимому, и после этого крокодилы не раз появлялись в этой местности. Огромные щиты с надписью: «Осторожно — крокодилы!» — мы видели в Маданге семь лет спустя после описанного выше случая.

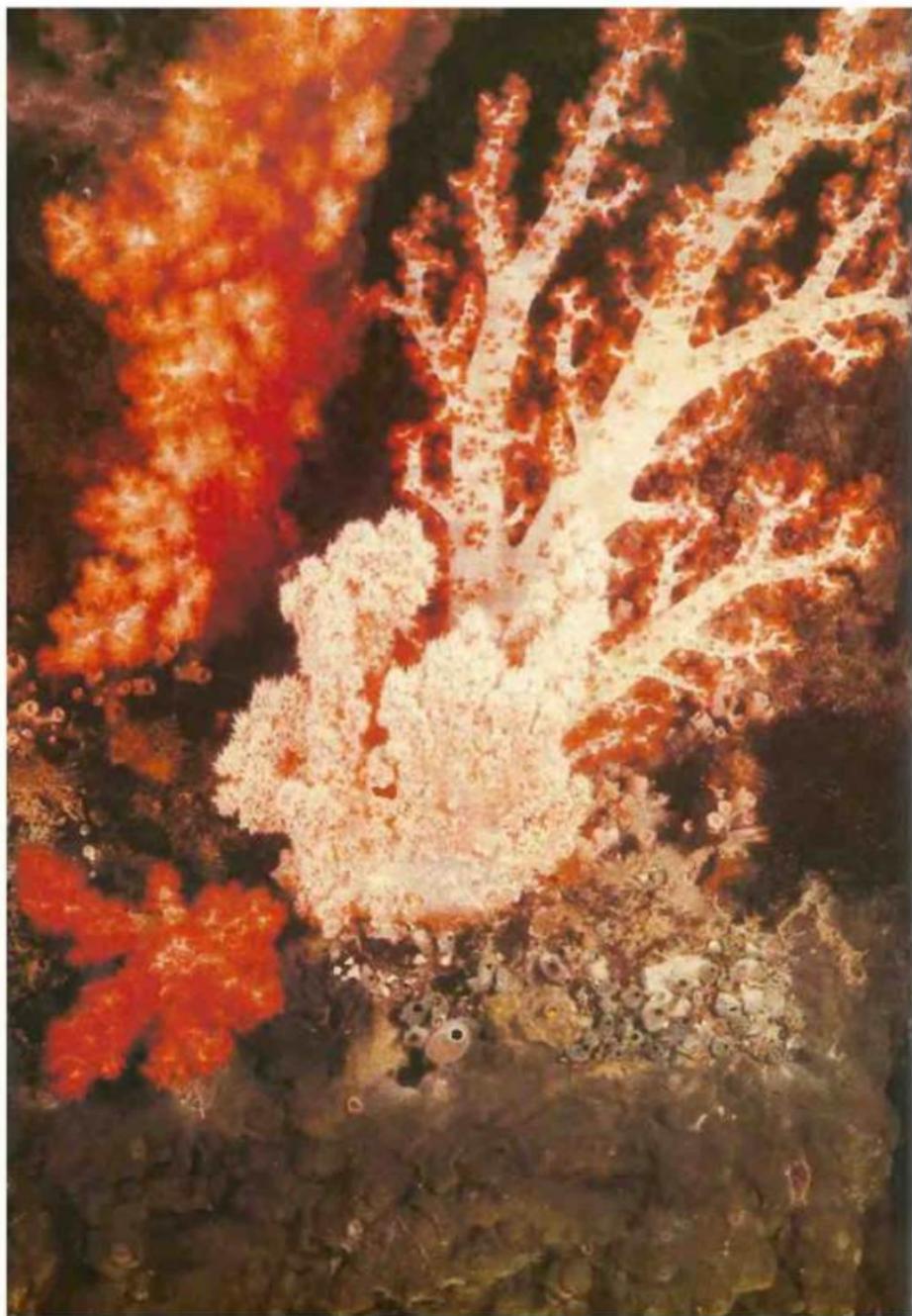
Пищевые отравления животными кораллового рифа относительно редки. Безусловно съедобны все рифовые ракообразные, а из моллюсков стромбусы, ламбисы и тридакна.

У тридакнов пригодны в пищу мускул-замыкатель и непигментированные части мантин. Коралловых рыб предпочтительно не есть, так как среди множества их видов имеются ядовитые, отличить которых можно только будучи специалистом или обладая опытомaborигенов.

О различных опасных и ядовитых морских животных имеется обширная литература. Нашим читателям можно порекомендовать переводные книги Б. Холстеда (1970)* и Э. Ричиути (1979)**.

* Книга Б. Холстеда «Опасные морские животные» в 1970 году переведена на русский язык (Л., Гидрометеониздат).

** Книга Э. Ричиути «Опасные обитатели моря» в 1979 году переведена на русский язык (Л., Гидрометеониздат).



7. УДИВИТЕЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

Рифообразующие кораллы известны так же давно, как сами рифы. Однако долгое время особенностями их питания, дыхания, процессами, приводящими к образованию мощного скелета, равно как причинами обилия жизни на рифах, никто не интересовался. Ученые принимали риф таким, каков он есть, и преимущественно были заняты установлением систематического положения растений и животных кораллового биоценоза и описанием строения отдельных видов. Первые рифовые кораллы (точнее, их скелеты), привезенные в Европу, даже были приняты за особые минералы, никто не мог предположить, что они когда-то были живыми существами. После того как стало известно о росте кораллов, их — вследствие полной неподвижности — причислили к растительному царству. Итальянский ученый начала XVIII века Л. Марсилли даже выступил на заседании Парижской академии наук с сообщением, что им открыты цветы и процесс цветения у кораллов. Доклад Л. Марсилли был одобрен, и в течение некоторого времени растительная природа кораллов считалась несомненной.

«Отец систематики» знаменитый шведский биолог К. Линней вплоть до 6-го издания своей «Системы природы», т. е. до середины XVIII века, включал кораллы в отряд *Lithophyta*, что значит «камни-растения» (была и такая категория!).

В 1752 году французский натуралист В. Пейсонель, применив для изучения живых коралловых полипов микроскоп, обнаружил их способность шевелить щупальцами, что с несомненностью доказывало животную природу этих организмов. Открытие В. Пейсонеля настолько расходилось с мнением авторитетов, что он, опасаясь критики на заседании Академии, просил председателя собрания Р. Реомюра зачитать его доклад анонимно.

Однако даже после того как принадлежность рифообразующих кораллов к царству животных ни у кого больше не вызывала сомнения,

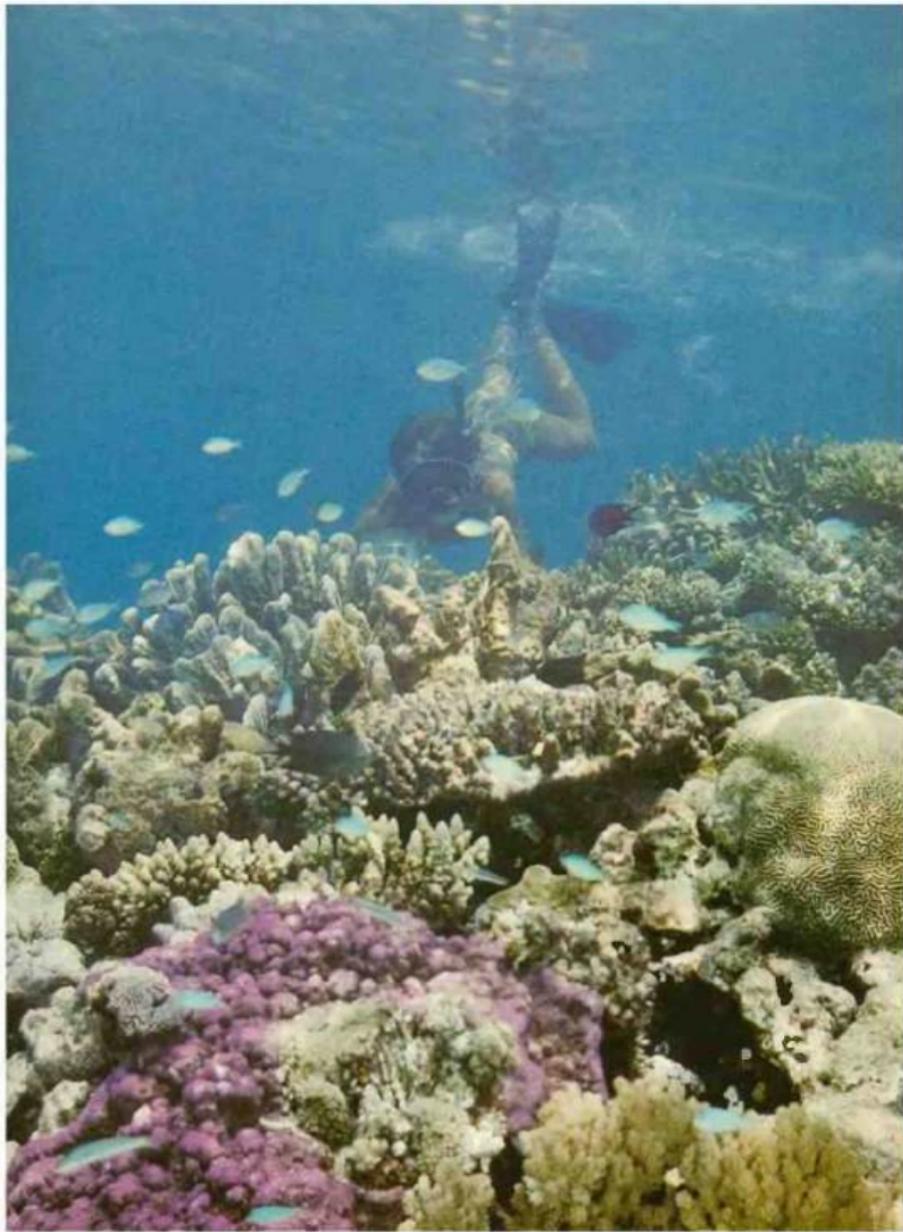
ний, об их питании почти ничего достоверно известно не было. По аналогии с другими кишечнополостными животными их считали хищниками. Так как полипы этих кораллов обычно чрезвычайно малы, полагали, что и их жертвы должны иметь соответствующую величину. Наиболее вероятнымказалось предположение, что коралловые полипы пытаются планктонными организмами — крошечными раками, личинками различных морских беспозвоночных животных и рыб. Никем не проверенная догадка в течение почти двух веков кочевала из одного научного руководства в другое. Впоследствии она оказалась отчасти справедливой. Прямыми наблюдениями за полипами герматипных кораллов было установлено, что они, подобно многим другим прикрепленным обитателям моря, используют ту пищу, которую им приносят морские течения. В первую очередь они ловят маленьких планктонных животных, но могут извлекать из воды также и бактерий, составляющих значительную долю их рациона. Когда жертва натолкнется на полипа, он убивает ее своим стрекательным оружием, а затем с помощью щупалец подтягивает пищу к ротовому отверстию. Кожный покров ротового диска полипа снабжен множеством мельчайших ресничек. Благодаря их непрерывным волнообразным движениям непереваренные остатки и случайно попавшие посторонние частицы выносятся к краям ротового диска и выбрасываются.

Хотя кораллы хорошо приспособлены к питанию планктоном, последний далеко не везде может обеспечить их энергетические и пищевые потребности. Наиболее богатые планктоном области Мирового океана лежат за пределами распространения коралловых рифов, а необходимые для развития жизни так называемые биогенные вещества — соединения азота и фосфора — накапливаются преимущественно в холодных глубинных слоях. Тропические же воды бедны как планктоном, так и биогенными солями, но в них (правда, в крайне незначительных концентрациях) растворены аминокислоты и некоторые другие органические соединения. Большинство животных неспособно их использовать, а кораллы, как было установлено новейшими исследованиями, могут усваивать эти органические вещества непосредственно из раствора. В лабораторных условиях герматипные кораллы, а также некоторые другие кишечнополостные животные (мягкие кораллы, актинии) хорошо живут и развиваются в морской среде, из которой предварительно были отфильтрованы все планктонные организмы.

Таким образом, рифообразующие кораллы «нашли» дополнитель-

179. Первое знакомство с рифом.

The first visit to the reef.





тельный источник питания, но и этого оказалось недостаточно, и потому в процессе эволюции у них выработалось еще одно важнейшее приспособление, позволившее им значительно расширить пищевые и энергетические ресурсы. Речь идет о вступлении кораллов в симбиотическое сожительство с водорослями.

Еще в конце прошлого века, изучая под микроскопом строение мягких тканей рифообразующих кораллов, ученые обнаружили в их энтодерме мельчайшие сферические тельца, очень похожие на одноклеточные зеленые водоросли, известные под названием хлорелла (*Chlorella*). Нахodka не слишком заинтересовала ботаников, и они не торопились изучить ее подробнее. Даже в новейшем монографическом руководстве «Жизнь растений» этим симбиотическим водорослям уделено всего несколько строчек: «Хлорелла нетребовательна к условиям обитания и способна весьма интенсивно размножаться, поэтому очень широко распространена и встречается почти повсеместно. В водоемах — это типичный планктон, но встречается она и в бентосе, а также на наземных субстратах и в почве. Она входит в состав лишайников, вступает в симбиоз с разными гидробионтами, образуя так называемые зоохлореллы».

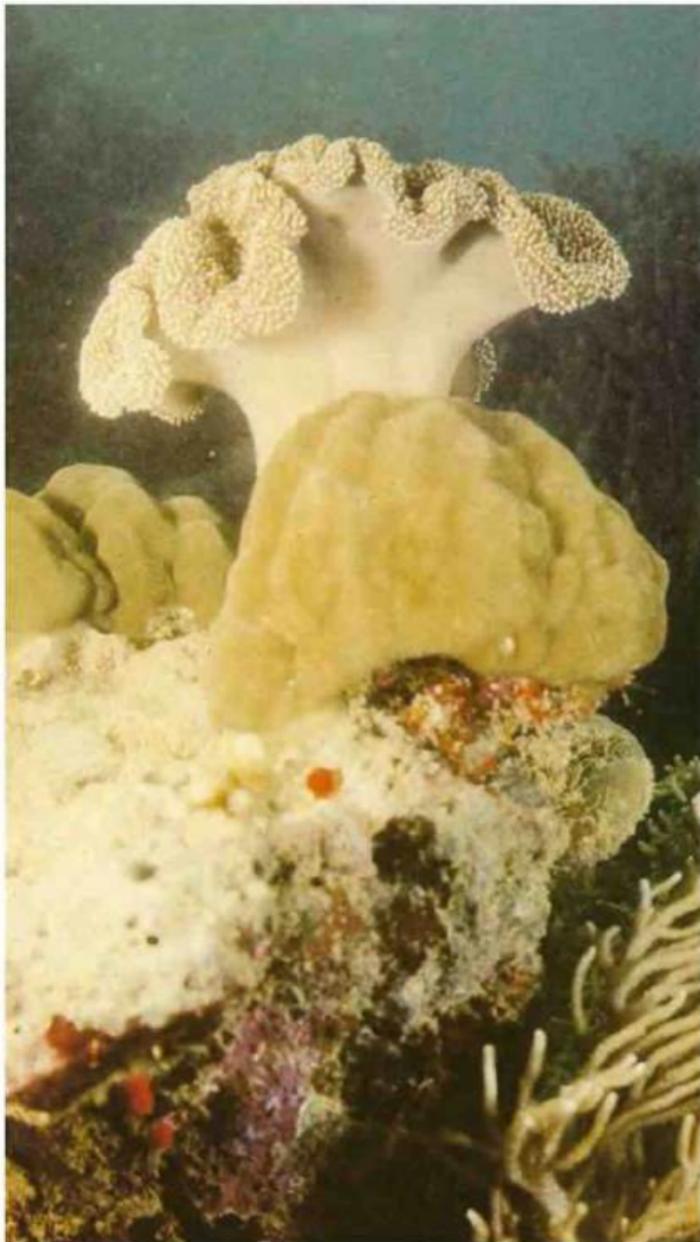
Почему «зоохлореллы»? Да потому, что они все же отличаются от хлореллы. Новое название не способствовало привлечению внимания ученых-систематиков к этим симбионтам коралловых полипов. Оно, по сути дела, осталось пустым звуком — ни в одном справочнике как по систематике растений, так и по систематике животных зоохлореллу найти нельзя. Более того, поскольку само слово «зоохлорелла» подразумевает зеленую окраску ее фотосинтезирующего пигмента, тогда как на самом деле он имеет желтоватый цвет, этого симбионта стали называть также и «зооксантеллой» (от греческого слова *«xanthos»*, что в переводе означает «золотисто-желтый, желтый»). Появление второго термина еще больше запутало вопрос о систематическом положении загадочного организма. Если зоохлореллу, судя по названию, можно было считать особой формой или стадией развития хлореллы, то зооксантелла вообще оказывалась вне всякой системы, так как никаких «ксантелл» в ботанике нет.

Нередко укоренившиеся названия продолжают употребляться вопреки всякой логике. Называем ведь мы янтарь драгоценным камнем, хотя, по сути дела, это вовсе не камень, а смола.

«Зоохлореллы» и «зооксантеллы» долгие годы кочевали из одного научного трактата в другой. Не раз ставились эксперименты

180. Колонии, расположенные на уступах кораллового рифа.

Colonies on benches of the coral reef.



По выявлению их физиологических взаимоотношений с кораллом-хозяином, подсчитывалось количество растительных клеток на единицу поверхности тела коралла, измерялся их фотосинтез, и лишь совсем недавно удалось установить их истинное систематическое положение. Оказалось, что симбионты кораллов относятся вовсе не к зеленым (*Chlorophyta*), а к гораздо более примитивным пирофитовым водорослям (*Pyrrophyta*). Научное название этого вида — симбиодиниум микроядриатикум (*Symbiodinium microadriaticum*). Ближайшие родственники симбиодиниумов — гимнодинии — обитают в воде сфагновых болот.

Симбиодиниум не встречается в свободном состоянии, т. е. в морской воде, зато он способен вступать в симбиотические взаимоотношения со многими беспозвоночными животными. Кроме мадрепоровых кораллов, его обнаружили в тканях гидрокораллов, органчиков, мягких и голубых кораллов, а также в губках, медузах, ресничных червях, моллюсках и даже в теле одноклеточных животных — простейших (инфузориях, радиоляриях и морских раковинных корненожках). Дж. Мак-Лауглин и П. Заль (J. McLaughlin und P. Zahl, 1966) содержали в культуре и исследовали строение симбиодиниумов, полученных от разных животных и из разных регионов Мирового океана. Они пришли к выводу, что все эти симбионты относятся к видам — космополитам.

Отдельная клетка симбиодиниума имеет вид округлого тельца диаметром около 0,005 мм. Снаружи она одета тонкой оболочкой, а внутри нее хорошо заметны ядро, желтоватый хлоропласт и зерна запасных питательных веществ (скорее всего, крахмала). Количество симбионтов в теле коралла невероятно велико: на каждый квадратный сантиметр поверхности полипа приходится около миллиона водорослевых клеток.

Размножается симбиодиниум делением надвое, а периодически клетка распадается на множество спор. Последние лишены оболочки и снабжены парой жгутиков, придающих им подвижность, за что они получили название зооспор. Переместившись на новое место, зооспора теряет жгутики, начинает расти и превращается в типичную клетку симбиодиниума. Половой процесс у этой водоросли неизвестен.

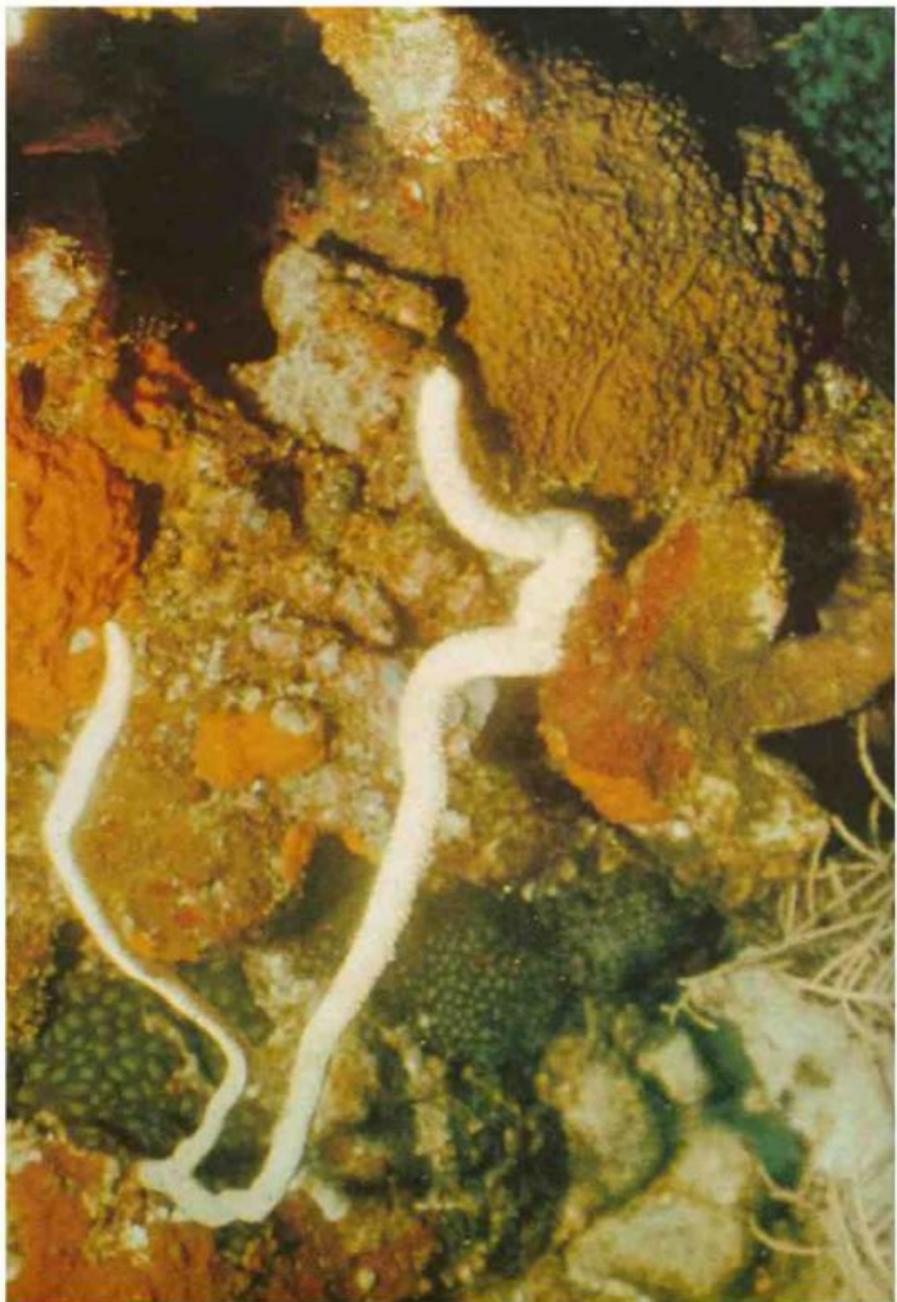
С помощью зооспор симбиодиниум заселяет энтодерму моло-

181. Одиночные колонии удобны для изучения.

Individual colonies are easy for examination.

182. Колонии, трудные для изучения.

These colonies are not easy for examination. ▶





дых выпоковывающихся полипов. Посредством деления число клеток симбионта в тканях хозяина постоянно увеличивается. Когда наступает период полового размножения кораллов, зооспоры проникают в развивающиеся яйцеклетки. Плавающая личинка коралла (планула), которая сдава достигает в длину 1 мм, несет в эктодерме около 7500 водорослевых клеток.

Степень зависимости хозяина от своих симбионтов различна. Актинии вполне хорошо уживаются вместе с водорослями, но могут обходиться и без них, причем живут очень долго. Если же актинию, в тканях которой поселились эти симбионты, лишить животной пищи, то она вскоре погибнет. Иные отношения складываются между водорослью и другим одиночным мягким полипом — зоантусом (*Zoanthus*), который прекрасно существует без всякой пищи, лишь бы в его тканях было достаточное количество симбиодиниумов. При содержании зоантуса в темноте — отчего симбионты погибают — хозяин сохраняет свою жизнеспособность, но тогда он должен получать планктонных раков или иную пищу.

А вот существование герматипных кораллов без симбиотических водорослей немыслимо. Кораллы, помещенные в темноту, после гибели своих сожителей-симбиодиниумов прекращают расти и размножаться, а затем, несмотря на обильный корм, тоже погибают. Необходимость присутствия симбионтов для нормальной жизнедеятельности герматипных кораллов стала очевидной уже давно, но механизм их взаимоотношений долгое время не поддавался изучению. Первые истолкования биологического смысла сожительства коралла с водорослью были довольно наивными. Считалось, что коралл просто-напросто питается своими симбионтами, переваривая одних, пока размножаются другие. Это предположениеказалось наиболее правдоподобным по той причине, что симбиодиниумы локализованы в энтодерме, т. е. непосредственно в плазме пищеварительных клеток. Гипотеза тем не менее была чисто умозрительной, так как базировалась не на фактах, а лишь на общих рассуждениях.

Первая серьезная попытка экспериментально изучить роль симбиодиниумов в питании кораллов была предпринята более полувека назад, когда шотландский зоолог Ч. Йонг (C. Yonge, 1930) организовал на одном из островков Большого Барьерного рифа Австралии физиологическую лабораторию. Прямо на рифе Ч. Йонг прикрывал кораллы ящиками, которые не пропускали свет, но име-

183—184. Легководолаз работает с прибором для измерения обмена веществ у кораллов.



ли по бокам щели для беспрепятственного Притока свежей воды. Рост кораллов сразу замедлился, и они начали погибать, хотя и получали планктон в том же количестве, что и растущие на свету. При этом выяснилось, что симбиотические водоросли извергаются из тела коралла вовсе не переваренными. Попадая в кишечную полость, они через рот полила выводятся наружу. Кораллы оказались неспособными переваривать растительные белки. Гипотеза об использовании кораллами своих симбионтов в качестве пищи была опровергнута, но ничего нового взамен нес в то время Ч. Йонг предложить не мог.

Загадку удалось разрешить лишь через сорок лет с помощью методики меченых атомов. Ч. Йонг и его коллеги Т. и Н. Горо (T. Goreau, N. Goreau and C. Yonge, 1971), а несколько ранее К. и М. Холт (C. Holt and M. Holt, 1968) поставили эксперименты по изучению взаимоотношений между кораллом и симбиотическими водорослями.

Известно, что фотосинтезирующие растения, к которым относятся и симбиодиниумы, способны синтезировать из двуокиси углерода и воды органические вещества, используя в качестве источника энергии солнечный свет. Экспериментаторы поместили небольшие веточки герматипных кораллов в сосуды с чистой морской водой, из которой предварительно была удалена природная двуокись углерода. Вместо нее воду насытили специальным приготовленной двуокисью углерода, в состав которой входил изотоп углерода ^{14}C . Сосуды поместили на свет и начали следить за судьбой меченых атомов углерода. Вскоре они вошли в состав синтезированных водорослями органических веществ (различных сахаров и глицерина, а также аминокислот). Через некоторое время около 60 % этих органических веществ перешли в ткани коралла. Недаром каждую симбиотическую водоросль коралл плотно охватывает одной из своих энтодермальных клеток.

Маленькие сферические симбиодиниумы оказываются как бы внутри замкнутых оболочек, и коралл забирает себе большую часть того, что было выработано водорослями. Следовательно, хозяин все же питается за счет жизнедеятельности своих симбионтов, но их самих он не поедает. Так был открыт третий источник питания герматипных кораллов.

У рифообразующих кораллов, как и у всех других кишечнополостных животных, нет специальных органов дыхания. Растворенный в воде кислород они «вдыхают» всей поверхностью тела. Известно, что растворимость газов в воде уменьшается по мере возрастания температуры. Тёплые воды тропического океана содержат значительно меньше кислорода, чем холодные воды поляр-

ных и умеренных областей. Поэтому многие обитатели тропических морей постоянно ощущают кислородное голодание. По сравнению со многими другими водными беспозвоночными рифообразующие кораллы в этом отношении находятся в гораздо более выгодных условиях, так как дефицитный кислород им поставляют все те же симбиодиниумы. Дело в том, что в процессе фотосинтеза как побочный продукт обязательно образуется кислород, который наземные растения отдают атмосфере, свободноживущие водоросли — воде, а симбиотические — своему хозяину. В течение всего светлого времени, т. е. почти половину суток, кораллы непрерывно получают дополнительный кислород, который поступает прямо в толщу их тканей. В сочетании с обилием питательных веществ это дает им возможность быстрее расти и размножаться.

Сожительство с кораллами дает ряд преимуществ и водорослям. В результате дыхания в тканях кораллов образуется двуокись углерода, которая (в светлое время суток) немедленно используется симбиодиниумами для фотосинтеза. Кроме того, водоросли в процессе синтеза белков утилизируют азот и фосфор, находящиеся в метаболитах (продуктах выделения) кораллов. Наконец, находясь в тканях коралла, симбиодиниумы защищены от множества растительноядных животных.

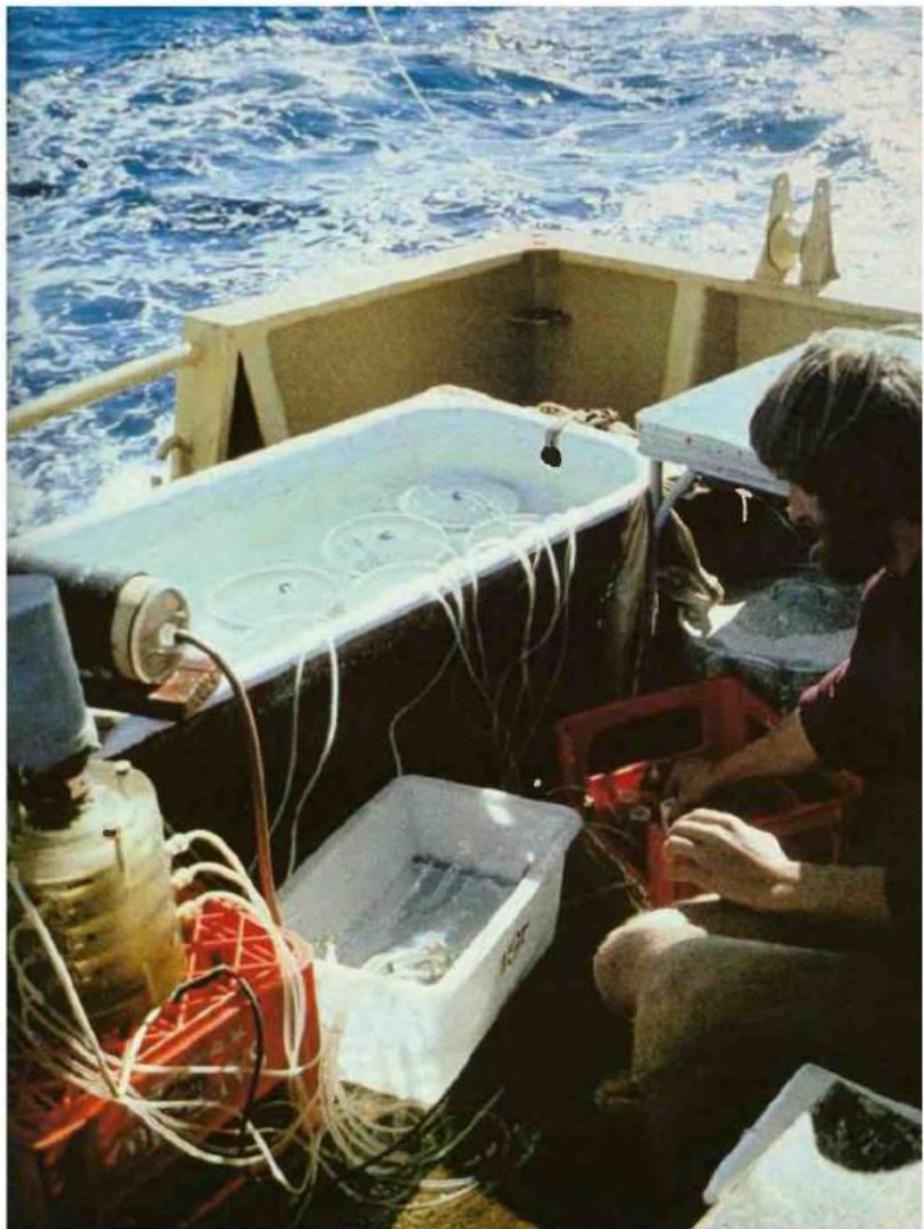
Однако этим взаимовыгодная связь герматипных кораллов и одноклеточных водорослей не ограничивается. Она имеет первостепенное значение также и в процессе построения твердого известкового скелета кораллов.

Исходные вещества, необходимые для образования извести, — ионы кальция и двуокись углерода — всегда имеются в море в достаточном количестве. Кальций по весу занимает в морской воде седьмое место после кислорода, водорода, хлора, натрия, магния и серы. В каждом ее килограмме содержится 0,4 г кальция. Двуокись углерода, или углекислый газ, содержится в атмосфере, правила, в небольшом количестве — всего около 0,03 % от объема других газов. Между воздушной и водной средой происходит постоянный интенсивный обмен — в обоих направлениях перемещаются газы, влага и тепло. Значительная часть углекислого газа поглощается океаном и растворяется в его водах. Кроме того, некоторое количество двуокиси углерода образуется и в самом океане в результате дыхания живых организмов. Подсчитано, что в морской воде ее содержится в 60 раз больше, чем в атмосфере. Новые порции углекислого газа, непрерывно поступающие в атмосферу при вулканической деятельности, разрушении горных пород и в результате ды-

185—186. Системы для измерения обмена веществ у кораллов, установленные под водой и в аквариумах.

Units for metabolic rate measurements mounted underwater and in aquaria. ▶

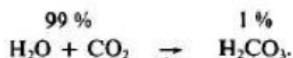




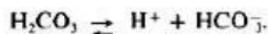
хания наземных организмов, вскоре тоже переходят в морскую воду. Океан непрерывно пополняется также и кальцием, который поступает в него в виде различных соединений в результате размываания горных пород вместе с речным стоком. В морской воде после сложных химических превращений кальций и двуокись углерода в конечном результате дают углекислую известь.

Чтобы получить более ясное представление об образовании известкового скелета герматипных кораллов, необходимо проследить за происходящими при этом химическими реакциями.

При растворении двуокиси углерода незначительная ее часть вступает в реакцию с водой, образуя угольную кислоту:



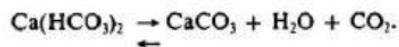
Это непрочное соединение может существовать только в водном растворе, причем распадается на ионы:



При взаимодействии ионов Ca^{2+} и HCO_3^- образуется кислая углекальциевая соль (гидрокарбонат кальция):



Это вещество растворимо в воде, но и оно отличается непрочностью и легко превращается в нерастворимую нормальную соль, или карбонат кальция (известь);



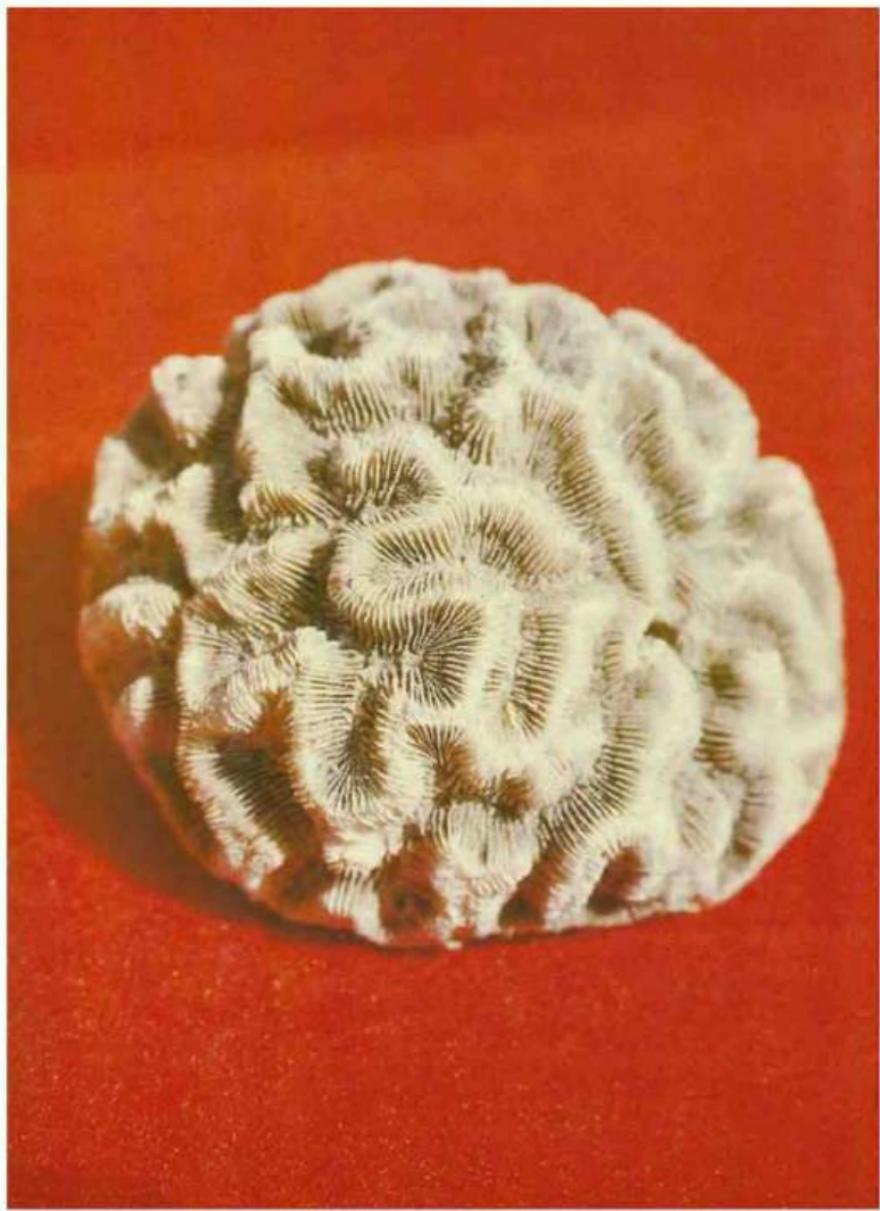
При избытке двуокиси углерода реакция сдвигается влево (в сторону образования растворимого гидрокарбоната), а при уменьшении в растворе количества двуокиси углерода — вправо, при этом выпадает осадок нерастворимой извести.

Эта цепь реакций все время находится в неуравновешенном состоянии из-за непрочности промежуточных соединений и слабости угольной кислоты. После выпадения кальция в осадок цепь замыкается, так как при этом образуются исходные вещества — вода и двуокись углерода, которые снова вступают в реакцию.

Сдвиг реакции в ту или иную сторону зависит от целого ряда внешних причин, в первую очередь от температуры воды. Дело в том, что в холодной воде растворимость двуокиси углерода уве-

187. Основу кораллов составляет известковый скелет.

The calcareous matrix is the core of corals.



личивается. С возрастанием ее концентрации углекислая известь из осадка начинает переходить в растворимое состояние, превращаясь в гидрокарбонат кальция, и вся реакция сдвигается влево.

Концентрация двуокиси углерода в морской воде зависит и от ее температуры, и от поступления этого вещества извне. В умеренных и полярных морях обитают многочисленные моллюски с раковиной из углекислого кальция и немало известковых водорослей, однако после их гибели известковый скелет вследствие насыщенности холодной морской воды углекислотой быстро разрушается и переходит в растворимое состояние. Так как растворение извести в умеренных и полярных водах обычно идет быстрее ее накопления, осадочные породы, богатые углекислым кальцием, для этих районов Мирового океана гораздо менее характерны, чем для тропиков.

В тропической зоне океана физические условия благоприятствуют отложению извести, поэтому многие обитающие здесь организмы имеют мощный известковый скелет, который после их гибели обычно долгое время сохраняется. Некоторые виды тропической морской фауны и флоры приспособились направлять и интенсифицировать эти химические превращения, отчего они приобрели характер биологических процессов. Наиболее преуспели в этом отношении все рифостроительные кораллы, которые вступили в симбиоз с одноклеточными водорослями.

В течение всего светлого времени суток симбионтиумы в процессе фотосинтеза быстро и непрерывно изымают из тканей кораллов двуокись углерода — как ту, что проникает в ткани из морской воды, так и образующуюся в процессе дыхания кораллов. Благодаря этому содержание двуокиси углерода во внутренней среде организма коралла снижается, что способствует сдвигу химических реакций в сторону осаждения извести, т. е. кальцификации. Прямыми наблюдениями было показано, что скорость образования скелета герматипных кораллов идет примерно в 10 раз быстрее, чем у агерматипных — нерифостроительных, лишенных симбиотических водорослей. В ночное время, когда фотосинтез невозможен, образование скелета у герматипных кораллов резко замедляется.

При исследовании скелета герматипных кораллов с помощью электронного микроскопа удалось обнаружить на веточках концентрические суточные слои нарастания. Скорость отложения извести меняется также и в течение года, благодаря чему возникают годичные кольца, которые отчетливо видны на рентгеновских снимках

188. На хорошо освещенных участках рифа кораллы растут быстрее.

Well-lighted plots of a reef are favourable for coral growth.



скелета кораллов. Чрезвычайно интересные результаты дало изучение ископаемых кораллов. Оказалось, что эти кишечнополостные животные связаны с симбиотическими водорослями не менее 400 миллионов лет. Скелет девонских кораллов имеет отчетливые сточные кольца нарастания, что возможно только при наличии фотосинтезирующих симбионтов.*

Физиологическая активность скелетообразования у кораллов зависит от температуры. Оптимальные границы лежат в пределах 25—27 °С, ниже 30 и выше 30 °С фотосинтез ослабевает, а вместе с ним уменьшается отложение известия.

Совершенно очевидно, что на интенсивность фотосинтеза оказывает важнейшее влияние свет. Поэтому

наибольшая скорость роста кораллов наблюдается на освещенных участках рифа, а на глубине и в затененных местах кораллы растут медленнее. Зависимость скелетообразования у герматипных кораллов от интенсивности освещения наиболее подробно изучена советским коралистом Б. В. Преображенским (1980).

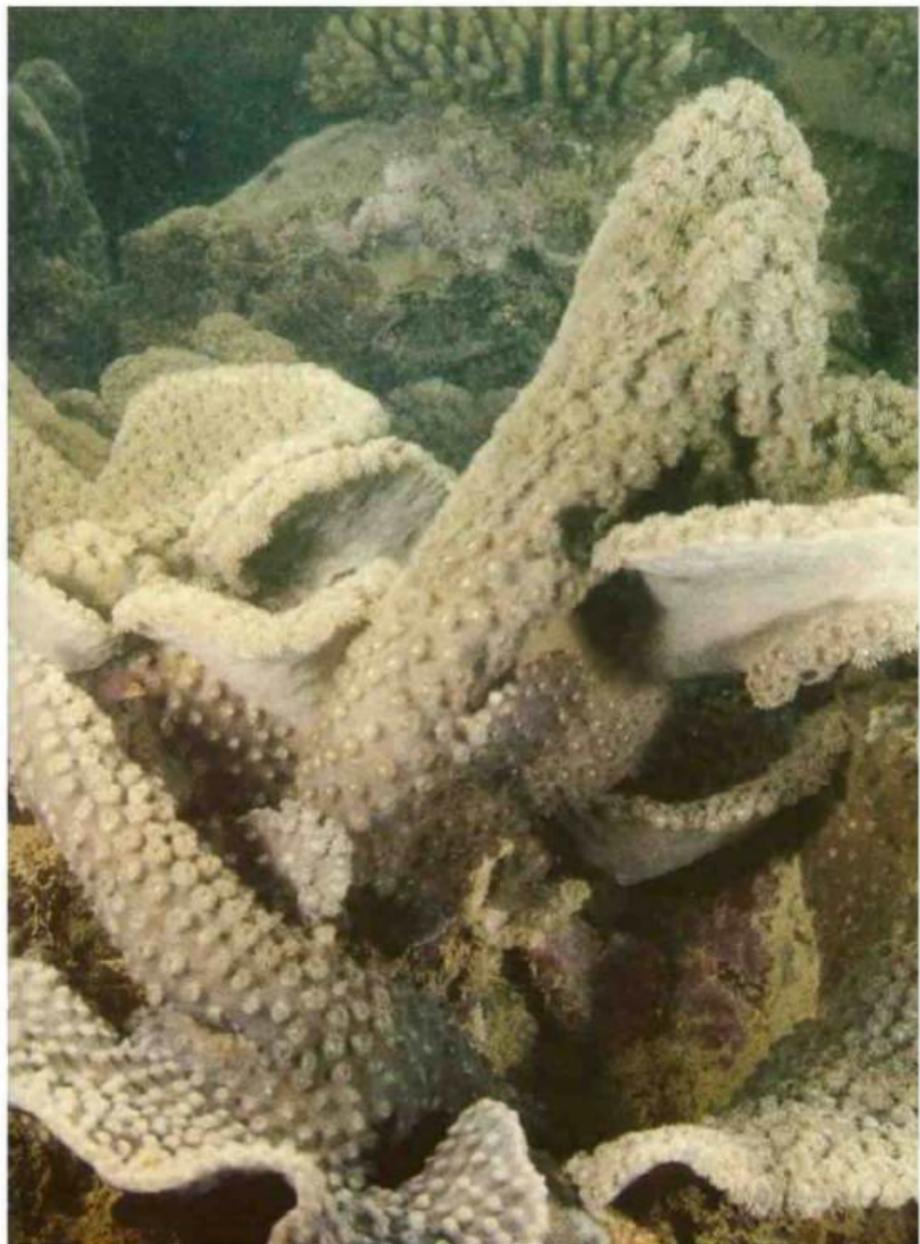
Процесс образования скелета кораллов, хотя он и зависит от химических реакций, все же имеет биологическую основу. Многие кишечнополостные животные (гидроиды, некоторые актинии, полиподные стадии сцифоидных медуз и др.) снабжены наружным скелетом из органического вещества, сходного с хитином. Этот хитиноидный скелет в виде тонких нитей (около стотысячной доли миллиметра в поперечнике) вырабатывается на наружной стороне эктодермальных клеток в нижней части тела полипа герматипных кораллов. Нити сплетаются между собой в род густой сеточки. На них отлагаются первые кристаллики углекислого кальция, которые вскоре сливаются в сплошной тонкий слой, окружающий основание полипа.

Между клетками наружного покрова полипа и тончайшей известковой оболочкой остается узкое пространство, заполненное хитиновой сеточкой. Промежуток между живыми тканями и скелетом настолько мал, что его можно обнаружить только с помощью электронного микроскопа. Гидрокарбонат кальция (как, впрочем, и другие растворенные в морской воде вещества) свободно проникает в эту полость через оба слоя клеток вместе с морской водой. С наступлением светлого времени суток содержание двуокиси углерода в этом узком пространстве вскоре понижается вследствие ее изъятия фотосинтезирующими симбионтами. Это приводит

* Между прочим, исследование годичных колец нарастания ископаемых кораллов показывают, что в девонском периоде насчитывалось около 400 суток. Это подтверждает мнение астрономов о замедлении вращения Земли вокруг своей оси.

189. Судя по всему, эти кораллы тоже растут в благоприятных условиях.

These corals also seem to grow in favourable conditions.



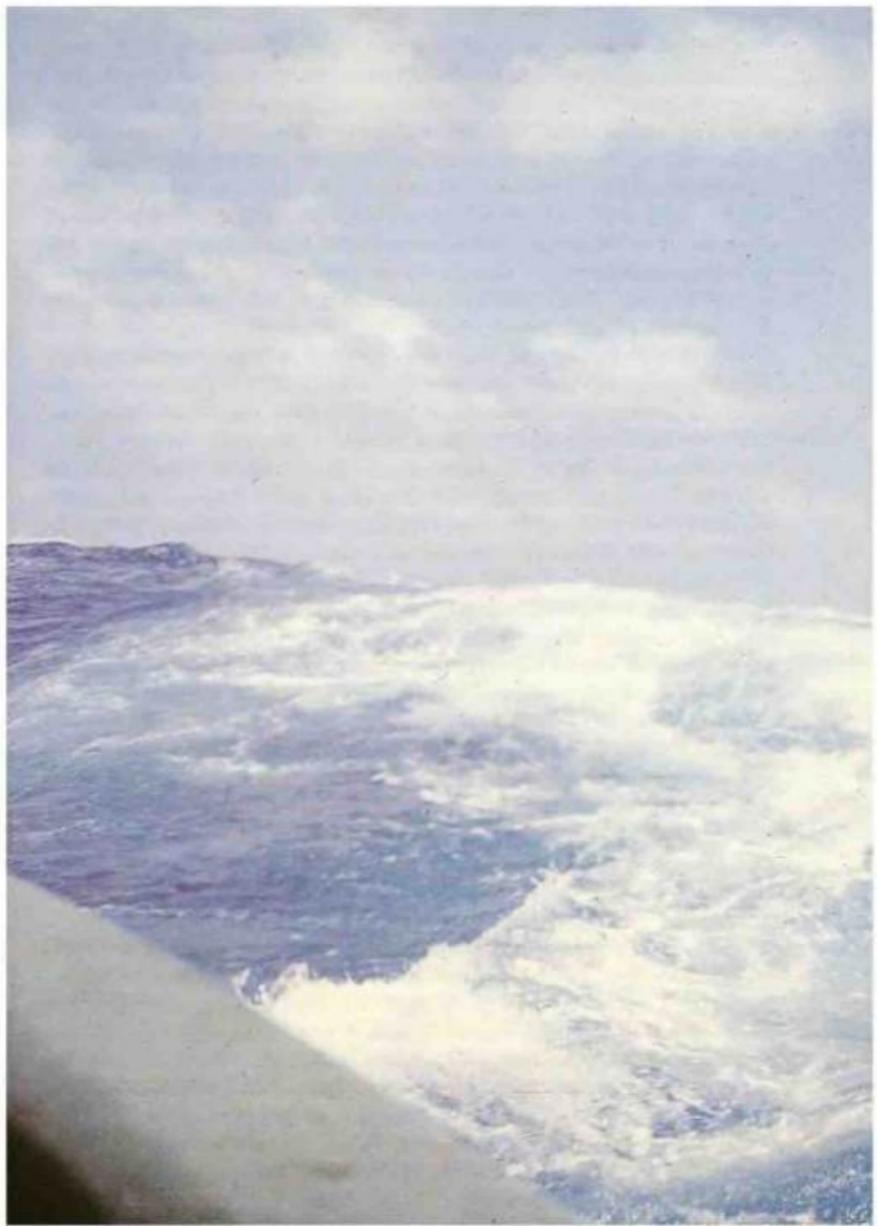
к перенасыщению раствора гидрокарбонатом кальция, который переходит в нерастворимую нормальную углекальциевую соль, тут же оседающую на хитиноидных нитях в виде кристаллов. Эти кристаллы располагаются по направлению нитей подобно бусам, затем они сливаются друг с другом, преобразуясь вскоре в отдельные структурные элементы скелета коралла. Процесс преобразования растворимого гидрокарбоната кальция в нерастворимую известь в узких полостях с пересыщенным раствором происходит очень интенсивно, и потому герматипные кораллы наращивают свой скелет в 10 раз быстрее агерматипных. Известь при этом всегда имеет форму арагонита*.

Американский исследователь Т. Горо (T. Goreau, 1961), используя методику меченых атомов, с помощью изотопа углерода ^{14}C не только вскрыл весь механизм кальцификации у герматипных кораллов, но и проследил транспорт углерода (а следовательно, и гидрокарбоната кальция) от нижних частей колонии к растущим вершинам веточек, где симбиодиниумы еще не успевают размножаться и их количество относительно невелико. Таким образом, колония коралла, которая представляет собой единую биологическую систему, подобную организму, может регулировать и направлять химические процессы, приводящие в конечном итоге к образованию сложного известкового скелета.

Если бы потребности герматипных кораллов ограничивались углеводами, которые синтезируют их симбионты, и извлекаемой из морской воды известью, их рост практически ничем не был бы лимитирован, так как необходимые для этого вещества (вода, двуокись углерода и кальций) практически неисчерпаемы. Однако кораллы, как и все другие существа, нуждаются также в азоте, фосфоре и некоторых других элементах, из которых построены их клетки и ткани.** Азот входит в состав белков, без которых немыслима никакая жизнь, фосфор представляет собой важнейший структурный элемент различных ферментов. Особенно велико значение фосфора в процессах размножения и обмена веществ и энергии. Он неизменный компонент нуклеиновых кислот — носителей наследственности и аденоинтрифосфорной кислоты, которая необходима для накопления и переноса энергии. Учитывая первостепенную важность азота

* Кристаллическая углекальциевая известь имеет две формы — арагонита и кальцита, первая отличается большей прочностью, большим удельным весом некоторыми другими особенностями. Низкая температура при кристаллизации способствует образованию кальцита, высокая — арагонита.

** С помощью химического анализа в теле кораллов обнаружены в очень малых количествах железо, цинк, молибден и медь, однако роль этих элементов в биологии кораллов до настоящего времени еще почти не изучена.



и фосфора для возникновения и поддержания жизни, их называли биогенными (т. е. дающими жизнь) веществами. Вот этих-то биогенных веществ — соединений азота и фосфора обычно и не хватает в морской воде, так как они усиленно извлекаются из нее всеми морскими организмами, а запасы биогена ограничены. В среднем на тонну морской воды приходится лишь 17 г связанного азота и 0,1 г фосфора. По мере размножения и роста морские организмы извлекают из воды как те, так и другие соединения, и дальнейшее развитие жизни приостанавливается. После отмирания животных и растений их ткани подвергаются распаду, а биогенные вещества возвращаются в воду.

В открытом океане, вдали от берегов, извлечение биогенных солей из морской воды происходит достаточно интенсивно, но возврат их сильно замедлен. Дело в том, что погибающие пелагические организмы, не успев разложитьться, опускаются в глубину и вместе с ними идут ко дну драгоценные соединения азота и фосфора. Так как в тропиках поверхностные слои моря нагреты до значительно более высоких температур, чем глубинные воды, образуется значительная разница в плотности слоев воды, препятствующая их вертикальному перемешиванию. Биогенные соли оказываются погребенными вблизи океанского дна. Подъем глубинных вод, богатых биогенными веществами, наблюдается у западных берегов материков, в то время как открытые воды тропической зоны океана почти не получают этого пополнения. Поскольку большинство коралловых рифов, в том числе наиболее мощные из них, омываются водами, сильно обогденными биогенными веществами, естественно возникает вопрос, откуда же кораллы получают необходимые им азот и фосфор.

Баланс фосфора в организме рифообразующих кораллов изучался с помощью радиоактивных изотопов этого элемента. В морскую воду добавляли радиоактивный фосфор в виде солей фосфорной кислоты, и вскоре его можно было обнаружить в тканях кораллов. Однако механизм переноса вначале выявить не удалось. Оставалось непонятным, поглощают ли фосфор ткани самого коралла или же он сперва усваивается симбионтиумами. Так как поглощение фосфора начинается только после того, как его концентрация в морской воде превысит некоторый критический уровень, было высказано предположение, что недостающее количество фосфора кораллы получают за счет питания планктоном.

Исследованиями последних лет убедительно доказано, что кораллы приспособились получать фосфор несколькими путями: усваивая растворенные в морской воде фосфорсодержащие органические вещества, поедая планктонные организмы и используя орга-

нические соединения, которые вырабатываются симбиотическими водорослями.* Однако все эти три источника получения фосфора в конечном счете сводятся к одному — приносу этого биогенного вещества морскими течениями.

Уже довольно давно в ряде работ было показано, что рифообразующие кораллы в отличие от всех морских животных практически не выделяют в воду соединения фосфора, по крайней мере в виде неорганических ионов фосфорной кислоты, составляющих основную часть фосфора, выделяемого другими животными. Напрашивается вывод о том, что усвоенный фосфор вообще не выводится наружу, а циркулирует в системе коралл — симбиодиниумы. Экономный расход и многократное использование фосфора представляет собой одно из основных приспособлений герматипных кораллов к жизни в тропических водах, бедных соединениями этого элемента.

С помощью симбиотических водорослей рифообразующие кораллы несколько восполняют и дефицит азота. В тропических морях на глубине до 50 м, т. е. в пределах вертикального распространения рифообразующих кораллов, содержание нитратов обычно не превышает нескольких миллиграммов на тонну воды; других соединений азота — аммиака, мочевины, аминокислот — еще меньше. Недавно было установлено, что рифообразующие кораллы могут использовать нитраты морской воды. Поглощенный азот обнаруживается сначала в симбиодиниумах, а потом и в тканях полипов. Скорость этого процесса, однако, быстро падает с уменьшением концентрации нитратов во внешней среде.

В отличие от фосфора азот присутствует в море в больших количествах, но почти для всех организмов значительная его часть практически недоступна. Морская вода соприкасается с атмосферой, и в ней легко растворяется газообразный молекулярный азот. Однако большинство растений и животных использовать этот азот не могут из-за его химической инертности. Лишь немногие сине-зеленые водоросли и отдельные виды бактерий имеют ферментные системы, позволяющие связывать молекулярный азот и переводить его в аммиак. На существо этот процесс, называемый азотфиксацией, происходит, например, в клубеньках бобовых растений, обильно заселенных особым видом бактерий — азотобактером. Поэтому бобовые не нуждаются в азотных удобрениях. Они могут расти на бедных почвах и даже повышают их плодородие.

Изучение распространенности азотфиксации в море и ее интенсивности началось лишь несколько лет назад, когда для этого удалось разработать необходимые методы. Большим открытием последних лет в экологии коралловых рифов было обнаружение на склонах рифов и особенно в песке лагун и на его поверхности сине-

* Возможность извлечения кораллами неорганических соединений фосфора прямо из морской воды не установлена.

зеленых водорослей, способных к интенсивной азотфиксации. Интересные исследования в этом направлении были проведены микробиологом Ю. И. Сорокиным (1971), который длительное время работал на рифах Австралии и Океании. Им получены убедительные данные об азотфикссирующей роли микрофлоры коралловых рифов. В большинстве биоценозов этим путем дефицит азота пополниться не может. Дело в том, что связывание азота требует расхода большого количества энергии, которую бактерии получают в результате окисления органического вещества, а синезеленые водоросли используют энергию света. Получается своего рода закоддованый круг — для роста животных и растений необходим азот в виде химических соединений, а для связывания азота нужны готовые органические вещества и интенсивный метаболизм. В этом заключается одна из причин сравнительно ограниченного распространения процесса азотфиксации в природе. Поэтому огромное большинство морских организмов полностью зависит от получения азота в виде готовых химических соединений. Поскольку коралловый риф характеризуется чрезвычайно высокой биологической продуктивностью, возможно, он представляет собой исключение из общего правила, и это сообщество, затрачивая известную часть органических веществ, получает зато преимущество в обеспечении системы дефицитными соединениями азота. Высказанное предположение требует еще экспериментального подтверждения.

Как бы то ни было, но в отношении обеспечения азотом рифообразующие кораллы находятся в исключительно благоприятных условиях.

У морских животных азот выделяется преимущественно в виде аммиака. Растения, наоборот, поглощают соединения азота — аммиак, мочевину, соли азотной кислоты и используют их для роста. Следовательно, азот, как и фосфор, многократно циркулирует в сложной симбиотической системе, образованной коралловым полипом и его симбионтами.

Коралловый риф часто сравнивают с оазисами в пустыне. Сравнение это основано не только на внешнем эффекте, но справедливо и по существу. Дело в том, что обширные водные пространства открытых частей тропической зоны Мирового океана действительно представляют собой огромную соленую, хотя и мокрую пустыню с очень низкой биомассой и ничтожной биологической продуктивностью. Поэтому густок жизни на рифе, разительно контрастирующий с бедностью окружающих вод, и составляет главную загадку всех коралловых биоценозов.

Как это ни парадоксально, но основным источником биогенных элементов рифа служат постоянно омывающие его океанские

воды. Известковые водоросли и герматипные кораллы внешнего склона и гребня рифа активно извлекают из морской воды все необходимое для своего развития и тем самым еще более обедняют окружающую их среду. Одновременно комплексная экологическая система рифа действует как накопитель органических веществ. Их аккумуляция осуществляется сложным путем через цепи взаимо-связанных организмов.

Наиболее полное исследование кораллового рифа как экологического целого на примере атолла недавно проведено советским зоологом М. В. Гептнером (1979). По его заключению, потеря биологических веществ с атолла в океан нет или же они ничтожны. Однако и другие коралловые сообщества также следует рассматривать в качестве более или менее замкнутых экологических систем, так как концентрация жизни в них не уступает таковой на атоллах. Разница заключается лишь в уровне ограниченности. Поднятый атолл представляет собой самый совершенный аккумулятор биологической продукции, так как его высокий кольцевой барьер служит достаточно внушительной преградой. «Нормальный» атолл через систему широких и глубоких проходов постоянно теряет часть органических веществ. Казалось бы, погруженный атолл должен отдавать океану накапливаемые и синтезирующиеся органические вещества всей своей поверхностью, но этому препятствует обособленность населения рифа от обитателей открытых вод. Сами рифовые животные почти не покидают своих убежищ, и представители океанической фауны редко удается поживиться за их счет. Несомненно, на коралловой банке потери биологических веществ более значительны, чем на атолле, но и здесь они уступают обратному процессу, т. е. аккумуляции. Любой риф представляет собой оазис жизни.



8. КАТАСТРОФА В МАДАНГЕ

В силу естественного хода событий коралловый риф, как и всякий другой биоценоз, не вечен. В своем развитии он проходит стадии возникновения, развития, расцвета, угасания и гибели.

Совершенно очевидно, что все участки дна тропической зоны океана, пригодные по своим данным для развития герматиновых кораллов, уже заняты коралловыми биоценозами, и потому обнаружить зарождающийся коралловый риф удастся чрезвычайно редко. Молодой, развивающийся риф может появиться на тех участках, где старый риф погиб в результате какой-либо катастрофы (урагана, извержения вулкана и т. п.). Если это место взять под наблюдение, то можно проследить за первыми этапами возникновения и развития кораллового сообщества. В настоящее время известны описания не более десяти таких случаев, причем далеко не всегда наблюдения проводились регулярно, в течение нескольких лет подряд, и были начаты на самых ранних стадиях, т. е. непосредственно после катастрофы. Так, риф на Гавайских островах был обследован Р. Григом и Дж. Марагосом (R. Grigg and J. Maragos, 1974) лишь через 20 лет после того, как застыла лава, уничтожившая прежний биоценоз. Р. Фэрбридж и К. Тейхерт (R. Fairbridge and C. Teichert, 1947, 1948) провели аналогичные наблюдения в системе Большого Барьерного рифа Австралии на рифе Лоу спустя 11 лет после того, как он был разрушен циклоном. Трижды обследовал риф у побережья Белиза (Карибское море), также после разрушительного урагана, Д. Стоддарт (D. Stoddart, 1963, 1969, 1974). Интересные сведения о восстановлении рифа после атомного взрыва на атолле Энниветок приведены в работе Р. Иоганнеса (R. Johannes, 1970), который посетил атолл через 13 лет после его разрушения. Большая работа по изучению восстановления четырех участков Большого Барьерного рифа Австралии, подвергшихся нападению морских звезд терновый венец, проведена Р. Пирсоном (R. Pearson,

191. Кораллы и водоросли.
Corals and algae.

1981). Он неоднократно посещал пострадавшие рифы в течение ряда лет, обследуя и фотографируя огороженные контрольные площадки. Им получены наиболее полные количественные данные по росту кораллов и степени покрытия ими дна, а также по видовому составу герматипных организмов на разных этапах развития сообщества.

Уникальные наблюдения — три обследования за семь лет, — впервые позволившие проследить сукцессию (процесс смены основных рифообразующих форм) на развивающемся рифе, были проведены во время советских экспедиций на научно-исследовательских судах «Дмитрий Менделеев» и «Витязь» у берегов Новой Гвинеи (Наумов, 1972, 1978, 1980).

В ночь на 1 ноября 1970 года вблизи небольшого новогвинейского городка Маданг произошло землетрясение силой 7,1 балла по шкале Рихтера, эпицентр которого находился в море. Город почти не пострадал, но обширный коралловый риф, находившийся на отмети неподалеку от берега, оказался сильно разрушенным.

По данным Д. Стоддарта (D. Stoddart, 1972), мощные толчки сотрясли риф на протяжении нескольких километров, разрушив его в разных участках на 10—90 %. От первых толчков обломились и упали на дно ветви кустистых и древовидных колоний, а шаровидные кораллы были оторваны от мест своего укоренения. Землетрясение сопровождалось цунами. Как свидетельствуют береговые наблюдатели, море вначале отступило, а затем вода быстро поднялась на 3 м выше уровня самого высокого прилива. Стремительно уходящая и вновь прибывающая вода смела листовидные и дисковидные колонии. Одновременно пришли в движение метровые и более крупные шаровидные кораллы. Перекатываясь по отмели, они довершали разрушение. Много таких шаров скатилось вниз по склону. Впоследствии они были обнаружены нами в первенствующем положении.

За несколько минут риф перестал существовать. То, что не было разбито и раздавлено, оказалось погребенным под толстым слоем обломков.

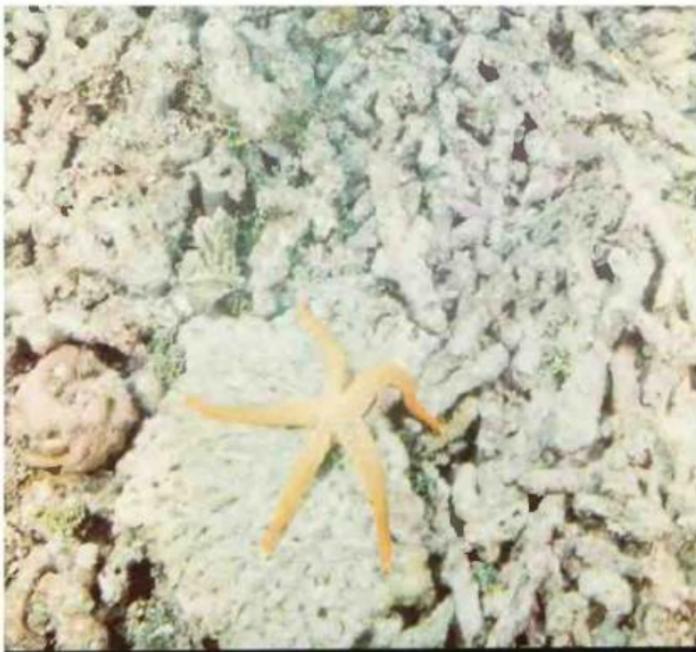
Прошло немного времени, и приливо-отливные течения очистили место катастрофы от разлагающихся остатков погибших жи-

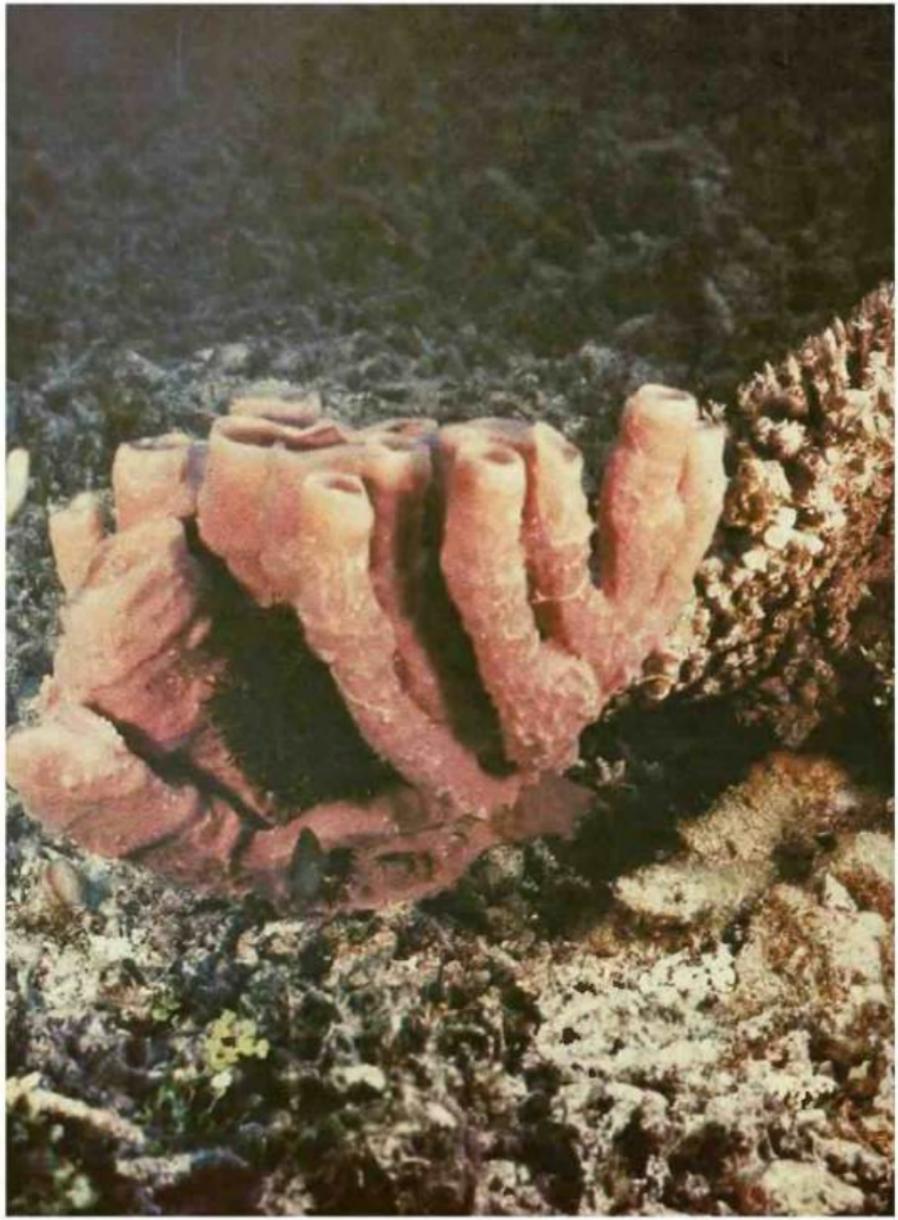
192. После катастрофических землетрясений и ураганов на отмели остаются лишь обломки мертвых кораллов.

After catastrophic earthquakes and hurricanes, only the lifeless coral debris remain in shallow waters.

193. Первыми на восстанавливающемся рифе появляются водоросли.

First to appear on a recovering reef are algae.





вотных, после чего на отмели восстановились прежние условия, за исключением того, что вместо живых кораллов на дне остались лежать их обломки. Ничто не препятствовало зарождению на этом месте нового кораллового биоценоза.

Впервые мы посетили риф вблизи Маданга через восемь с половиной месяцев после катастрофы и застали первые этапы его восстановления. Обращали на себя внимание многочисленные водоросли, расположенные двумя поясами: на глубине 1—2 м нежные турбинарии (*Turbinaria*),^{*} а глубже, до 4 м, известковые халимеды (*Halimeda*). Водоросли менее требовательны к чистоте воды. При условии достаточной освещенности они вегетируют даже на довольно загрязненных участках.

По-видимому, именно по этой причине они и появились на рифе первыми, заняв всю отмель до определенной глубины. Д. Стоддарт (1969) и Р. Пирсон (1981) тоже указывают, что на самой ранней стадии развития будущего кораллового биоценоза в нем преобладают растения.^{**}

Относительно неприхотливы также губки. На молодом коралловом рифе они занимают по численности второе место после водорослей и вскоре начинают вытеснять последних. Губки отличаются довольно быстрым ростом и при отсутствии конкуренции покрывают своими колониями каждый подходящий участок субстрата.

Третье место на зарождающемся рифе принадлежит мягким кораллам, небольшие колонии которых кое-где укореняются между водорослями и губками.

Роль герматипных кораллов с твердым известковым скелетом на первой стадии незначительна. Их колонии появляются позже остальных групп донных прикрепленных организмов и растут очень медленно. На рифе вблизи Маданга на обломках отмерших кораллов нами были собраны маленькие колонии (2—7 см в диаметре), относящиеся к нескольким видам ветвистых и пластинчатых мадрепоровых кораллов и одному виду миллелопоры. На 1 м² дна приходилось от 1 до 3 таких колоний; они терялись среди обилия водорослей, значительно уступая в размерах не только губкам, но и мягким кораллам. Были найдены молодые колонии тонко разве-

* Не путать с кораллами, имеющими такое же название!

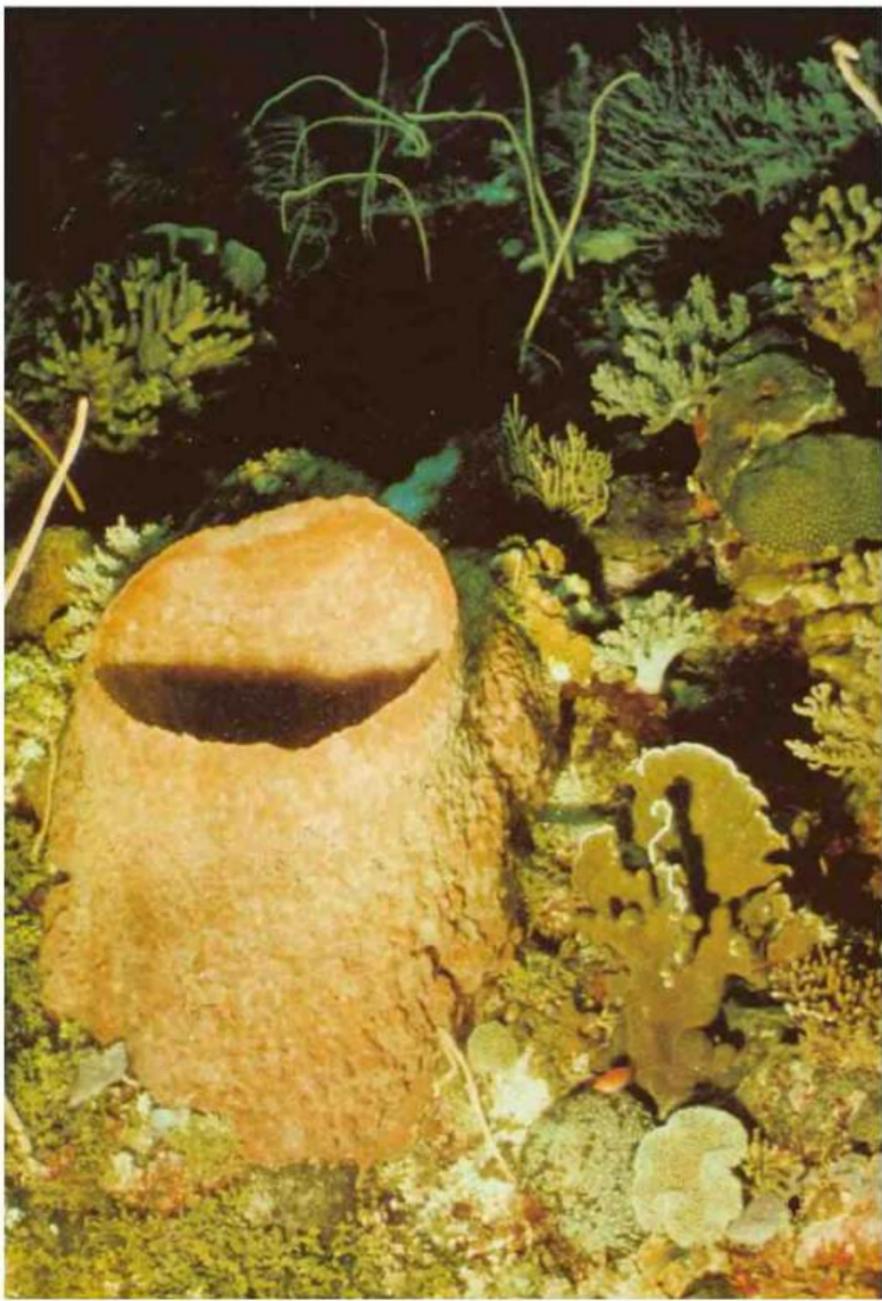
** Иногда вместо водорослей или одновременно с ними разрастаются и высшие морские растения. Так, когда на острове Тонгитану (острова Тонга) в результате обильных дождей в 1965 году погиб коралловый риф в обширной бухте, на его месте развился биоценоз морской травы зостеры и губок (Научов, 1968).

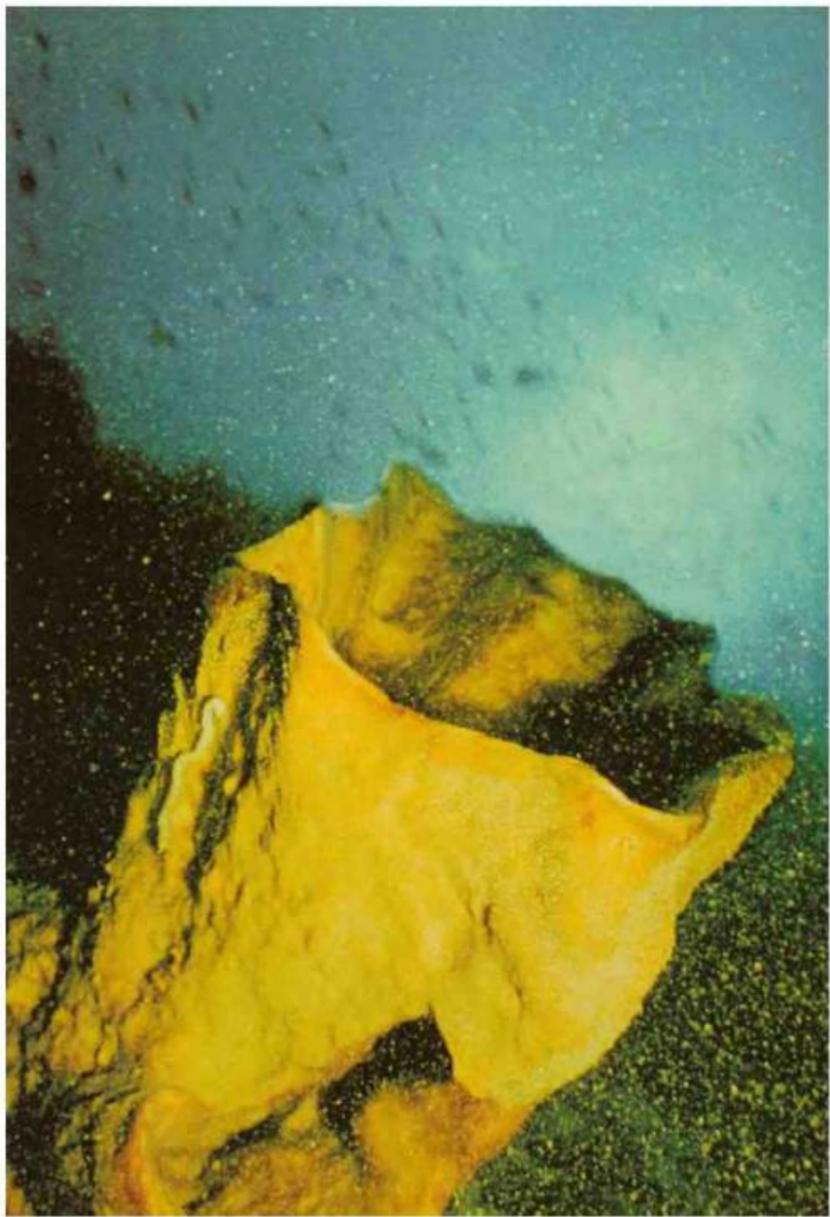
194. В процессе восстановления рифа на смену водорослям приходят губки.

During the reef rehabilitation, algae are followed by sponges.

195—196. Губки.

Sponge. ▶





твленных поцилопоры (*Pocillopora damicornis*), сернатопоры (*Seriatopora hystrix*), акропоры (*Acropora quelchi*), миллелопоры (*Millepora dichotoma*), а также пластинчатые монтипоры (*Montipora foliosa*) и пахисерис (*Pachyseris speciosa*). Лишь очень редко единичными экземплярами встречались шаровидные пориты (*Porites lutea*) величиной не более греческого ореха.

Судьба всех этих рифообразующих форм в процессе развития биоценоза совершенно различна. Нежные тонковетвистые кораллы уступают свое место колониям с более толстыми и прочными ветвями, пластинчатые продолжают расти. Массивные кораллы, роль которых на первых этапах едва заметна, к концу процесса развития приобретают главенствующее значение.

Поскольку на первой стадии развития роль рифообразующих кораллов в биоценозе невелика, в этот период здесь практически отсутствует вся сопутствующая коралловая фауна. На рифе в Маданге нами было отмечено большое количество раков-отшельников — это говорило о том, что процесс очистки отмели после катастрофы еще не завершен. Раки-отшельники всегда водятся в изобилии вблизи различных разлагающихся органических остатков. Эти типичные мусорщики моря играют весьма значительную санитарную роль и активно способствуют очистке дна.

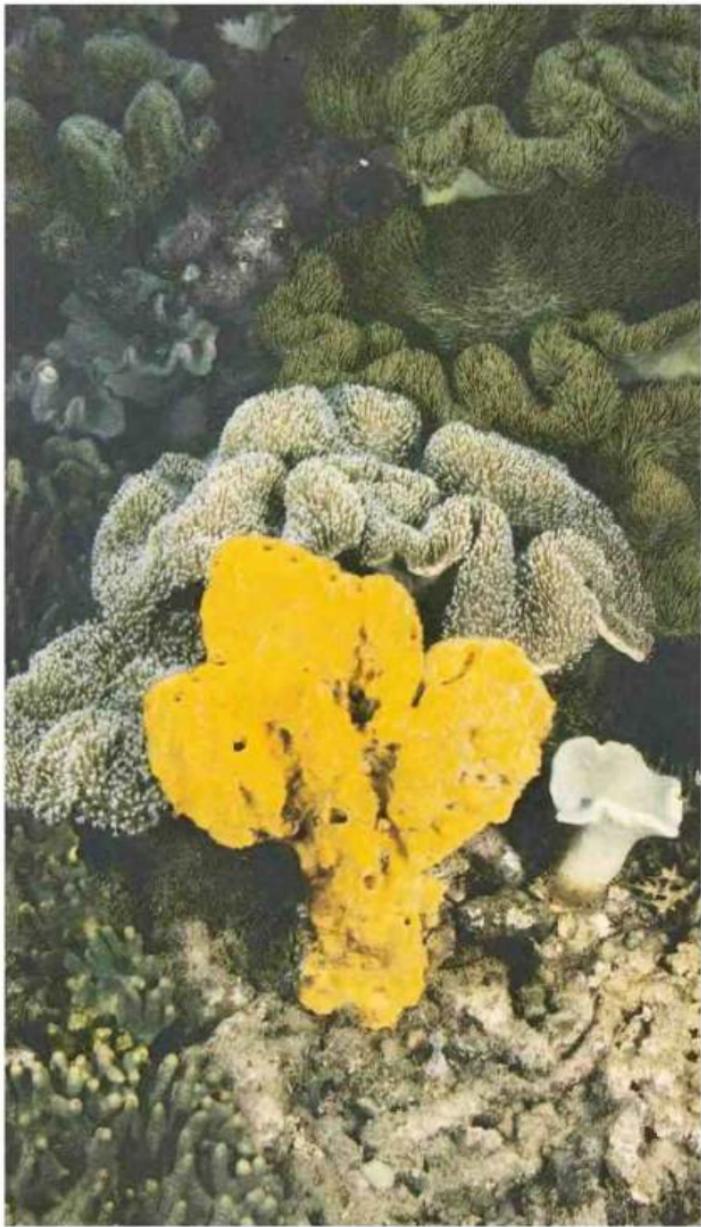
На этой первой, или водорослевой, стадии развития рифа на нем появляются растительноядные моллюски, привлеченные обилием пищи. Нами были собраны трохусы и несколько экземпляров относительно редкого вида ламбисов — морского скорпиона (*Lambis scorpio*), названного так за сходство раковины с очертаниями тела этого характерного паукообразного. Однако главные потребители водорослей — морские ежи еще не пришли на риф, зато здесь встречалось достаточно много морских звезд кульцита, которые, как говорилось выше, питаются маленькими колониями ветвистых мадрепоровых кораллов.

Совместные действия растительноядных моллюсков и морских ежей приводят к значительному уменьшению количества водорослей, которые к тому же не выдерживают конкуренции за место для поселения с губками, мощные разрастания которых знаменуют вторую, спонгиальную* стадию развития кораллового рифа. К сожалению, нам не удалось обследовать риф в этот период, и потому приходится довольствоваться только литературными данными.

Как указывалось выше, губки укореняются на отмели прежде

* От латинского слова «*spongia*» — губка.

197. Молодые колонии мягких кораллов на развивающемся рифе.



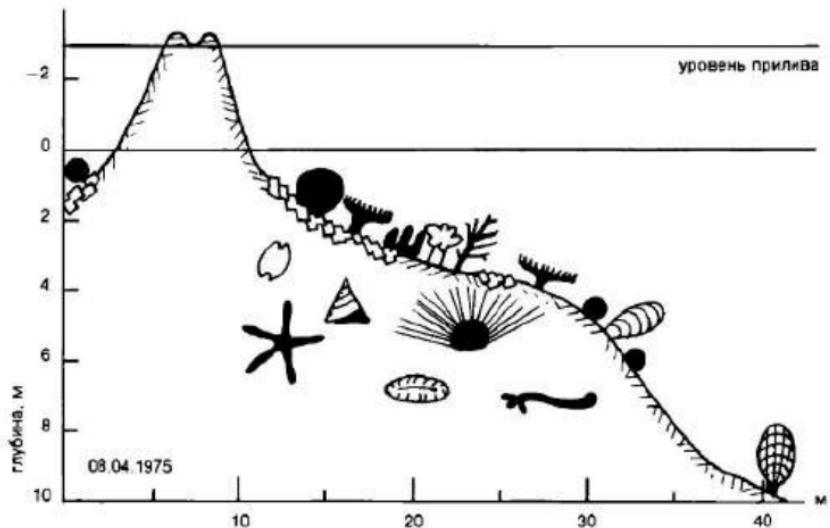
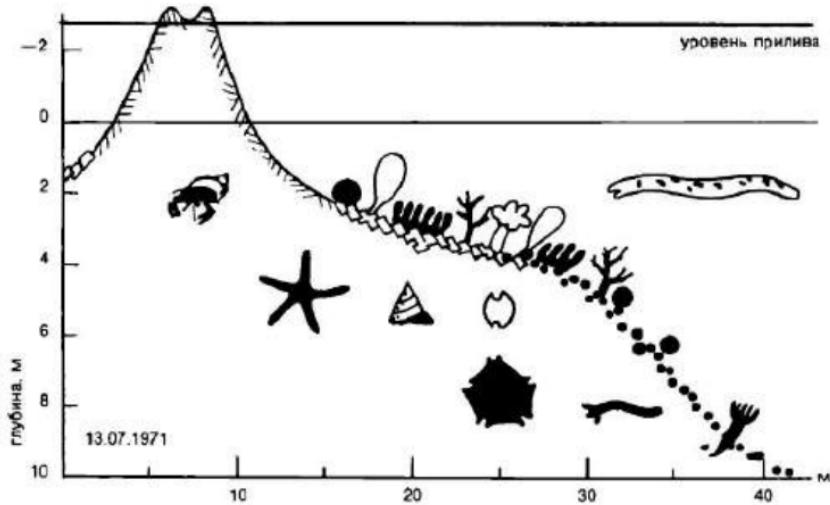
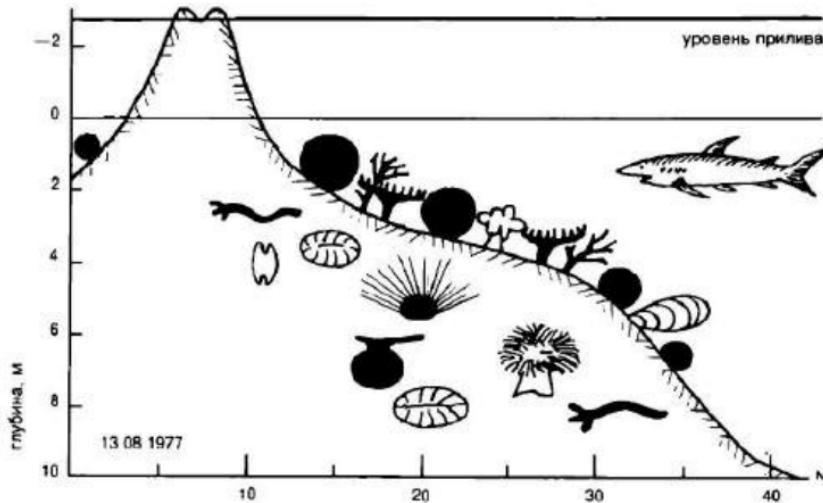


Рис. 9. Восстановление рифа в Маданг.
302 Recovering of a reef in Madang. ▶



мягких кораллов. Кроме того, они менее требовательны к чистоте воды, чем кишечнополостые, и потому на некоторое время становятся основной руководящей формой всего сообщества. Однако рост колоний мягких кораллов хотя и медленно, но продолжается, и постепенно они выдвигаются на первое место. Начинается третья, альционарная стадия развития рифа.

К апрелю 1975 года, когда нам удалось провести вторичное обследование рифа в Маданге, с момента катастрофы прошло уже четыре с половиной года. К этому времени известковые водоросли в значительной степени скементировали рыхло лежащие обломки кораллов. За протекшие годы изменился и общий облик отмели. Резко уменьшилось количество бурых и зеленых водорослей, количество губок осталось примерно на прежнем уровне, но дно покрылось зарослями мягких и мадрепоровых кораллов, причем первые преобладали над вторыми. Они были представлены четырьмя видами, относящимися к родам саркофитон, кладиелла, синулярия и альциониум. Появилось много видов кораллов с жестким известковым скелетом. Тщательно проведенные сборы дали три вида миллелпор, колонию голубого, или солнечного, коралла и около 40 видов различных мадрепоровых.

К отмеченным ранее преимущественно тонковетвистым и пластинчатым формам прибавились кораллы с массивными, дисковидными и толстоветвистыми колониями. По площади покрытия дна они уступали мягким кораллам, но превосходили губок. Все колонии мадрепоровых кораллов по сравнению с 1971 годом значительно увеличились в размерах, а наиболее крупные дисковидные колонии акропор достигали в диаметре 50 см. Таким образом, несмотря на медленный рост, известковые рифообразующие кораллы уже на четвертый-пятый год стали играть на рифе вторую по значению роль.

Произошли заметные изменения в составе фауны, населяющей риф. Совершенно исчезли раки-отшельники, что служило ярким доказательством полной очистки отмелей от разлагающихся органических остатков. Покинули риф также морские звезды кульцита, питающиеся самыми маленькими колониями ветвистых мадрепоровых кораллов, так как подходящие по размерам колонии были ими съедены либо успели вырасти.

Третий раз нам удалось посетить Маданг в начале 1977 года, когда с момента землетрясения прошло более шести лет. К этому времени главенствующую роль на отмели получили мадрепоровые

198. Мягкие кораллы.

Soft coral.





кораллы. Правда, число их видов несколько уменьшилось за счет вытеснения некоторых тонковетвистых форм, но площадь покрытия ими дна, количество экземпляров на квадратный метр, а главное, величина колоний заметно возросли. Средний размер кустистых и листовидных колоний достиг 20—30 см, а отдельные диско-видные колонии акропоры имели до 70 см в диаметре.

Риф вступил в последнюю, завершающую стадию развития. Следует ожидать, что в ближайшее время, когда на отмели не останется свободных мест для укоренения и роста кораллов с жестким скелетом, они начнут вытеснять все другие прикрепленные формы и риф приобретет ту структуру, которая имела место до землетрясения.

К сожалению, условия обследования рифа в Маданге были не очень благоприятными. Каждый раз в нашем распоряжении оказывалось не более двух-трех часов, и потому мы были лишены возможности провести тщательный количественный учет и самих кораллов, и животных коралловой фауны. При первом посещении рифа работе в верхних горизонтах мешали свежий ветер и довольно высокие волны. Во время вторичного обследования почти непрерывно шел сильный дождь, низкие темные тучи уменьшали видимость под водой. В день последнего обследования на море был полный штиль и сияло солнце, но вблизи нашего бота неожиданно появилась стая акул, и пришлось прервать все подводные работы. Тем не менее собранные коллекции и проведенные наблюдения позволили сделать целый ряд выводов о процессах сукцессии на зарождающемся рифе и темпах роста основных видов рифостроителей.

Впоследствии наши данные были подтверждены в статье Р. Пирсона (1981), который имел возможность проводить стационарные наблюдения и осуществлять строгий количественный учет на одних и тех же контрольных площадках.

Коралловый биоценоз, достигнув расцвета, может существовать очень долго, пока какие-либо внешние причины не начнут способствовать его угнетению или не приведут к гибели.

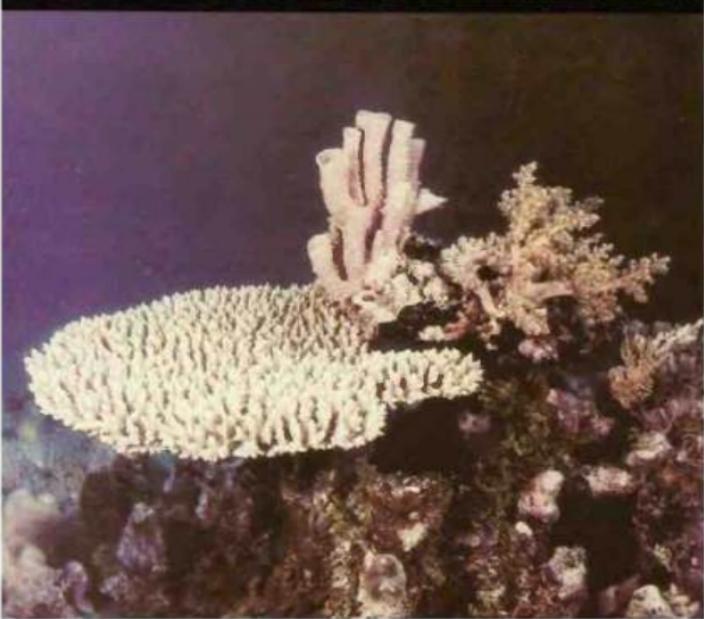
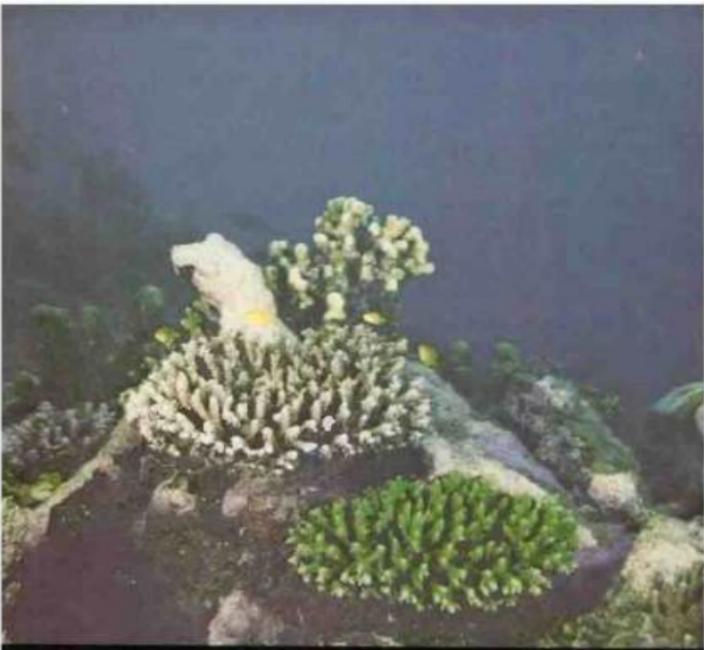
Окаймляющие рифы часто гибнут в результате усиления речного стока или перемещения устья реки. При этом на кораллы воздействуют сразу два отрицательных фактора — распреснение воды и вынос ила. Вблизи устьев крупных рек рифы гибнут даже на таком расстоянии, где соленость близка к норме, но вода замутнена взвешенными в ней частицами.

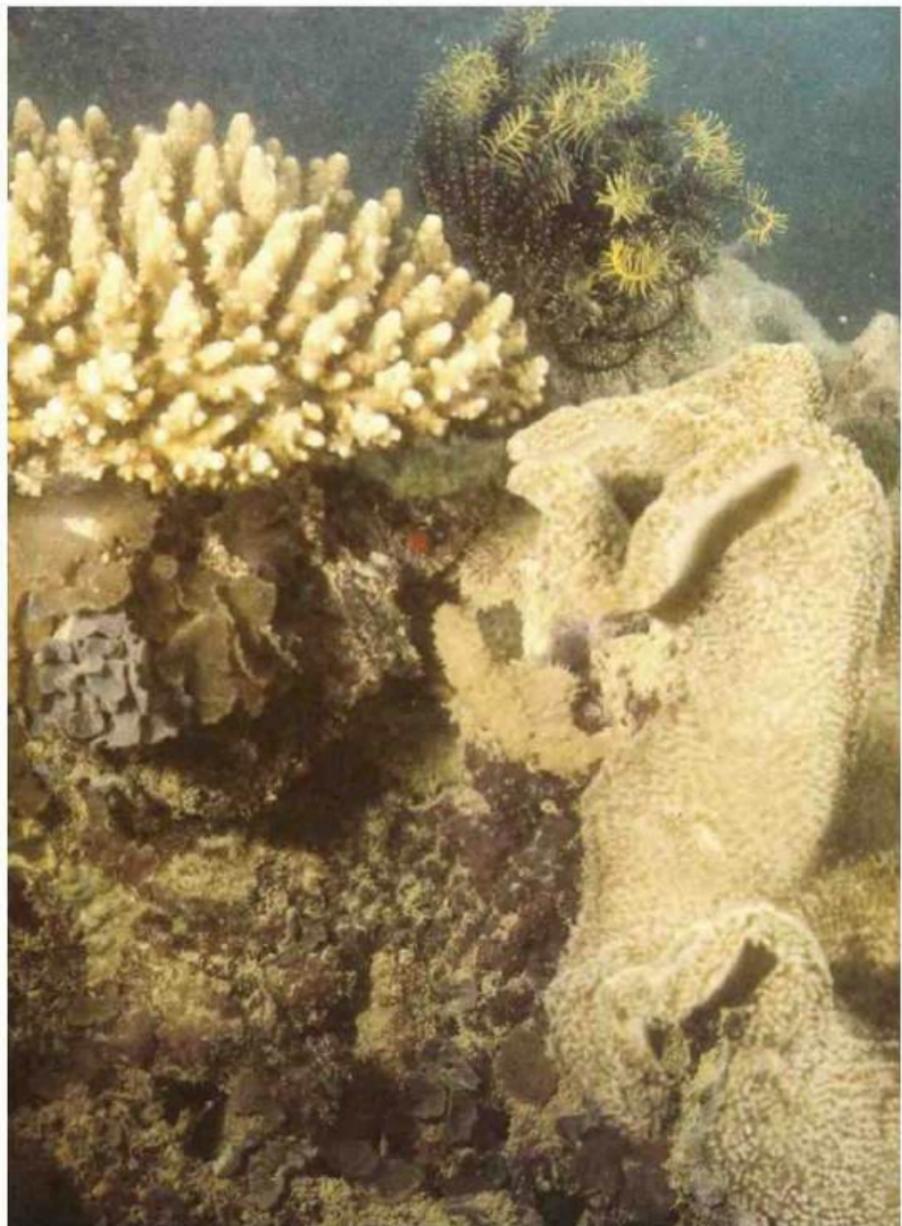
Известно несколько случаев гибели коралловых биоценозов

после выпадения обильных осадков. В январе 1918 года на обычно засушливом побережье Квинсленда (северо-восточная Австралия) в течение недели шли дожди, сильно распеснившие поверхностный слой морской воды. К тому же во время отлива дождевые струи попадали прямо на обнажившиеся кораллы. В результате коралловые рифы погибли на огромном пространстве, и для их восстановления понадобилось несколько лет. В январе 1926 года ливни погубили коралловые рифы вблизи острова Таити, а в 1965 году по той же причине погиб обширный коралловый биоценоз в бухте острова Тонгатапу в архипелаге Тонга. Как уже указывалось выше, в последнем случае риф так и не восстановился и был замещен биоценозом зостеры.

Как правило, обильные и длительные осадки выпадают не на ограниченной акватории, а захватывают обширные области. Они служат причиной гибели биоценоза, но не нарушают геологической структуры рифа. Совсем иначе дело обстоит при ураганах, которые обычно проходят сравнительно узкой полосой, но зато приносят колоссальные разрушения. Совершенно очевидно, что гибель отдельных коралловых рифов под воздействием штормовых ветров и сильного волнения — явление довольно обычное, но в литературе описано лишь несколько таких случаев. В 1934 году циклон разрушил риф у острова Лоу (Большой Барьерный риф); риф начал было восстанавливаться после катастрофы, но в 1950 году был сметен новым ураганом. В 1961 году сильно пострадал от урагана риф вблизи Белиза. По свидетельству австралийского зоолога Р. Эндина (R. Endean, 1976), сильнейший циклон разрушил в 1967 году риф у острова Херон в системе Большого Барьерного рифа, на котором незадолго перед этим была основана биологическая станция, специально предназначенная для проведения работ по изучению коралловых биоценозов. Пожалуй, наиболее сильные разрушения произошли на атолле Фунафути, над которым прошел тайфун Биби. Этот атолл был подробно обследован в конце прошлого века экспедицией Королевского общества Великобритании, составившей подробную его карту. Он представляет собой неправильной формы подводное плато около 20 км в поперечнике. Вдоль его северо-западного края находились несколько маленьких, далеко отстоящих друг от друга островков. Восточный и южный края платформы окаймляли два вытянутых в длину острова с тремя маленькими островками между ними. Таким видели Фунафути и участники советской экспедиции 1971 года на научно-исследовательском судне

200—201. Вытеснение мягких кораллов кораллами с массивным скелетом.





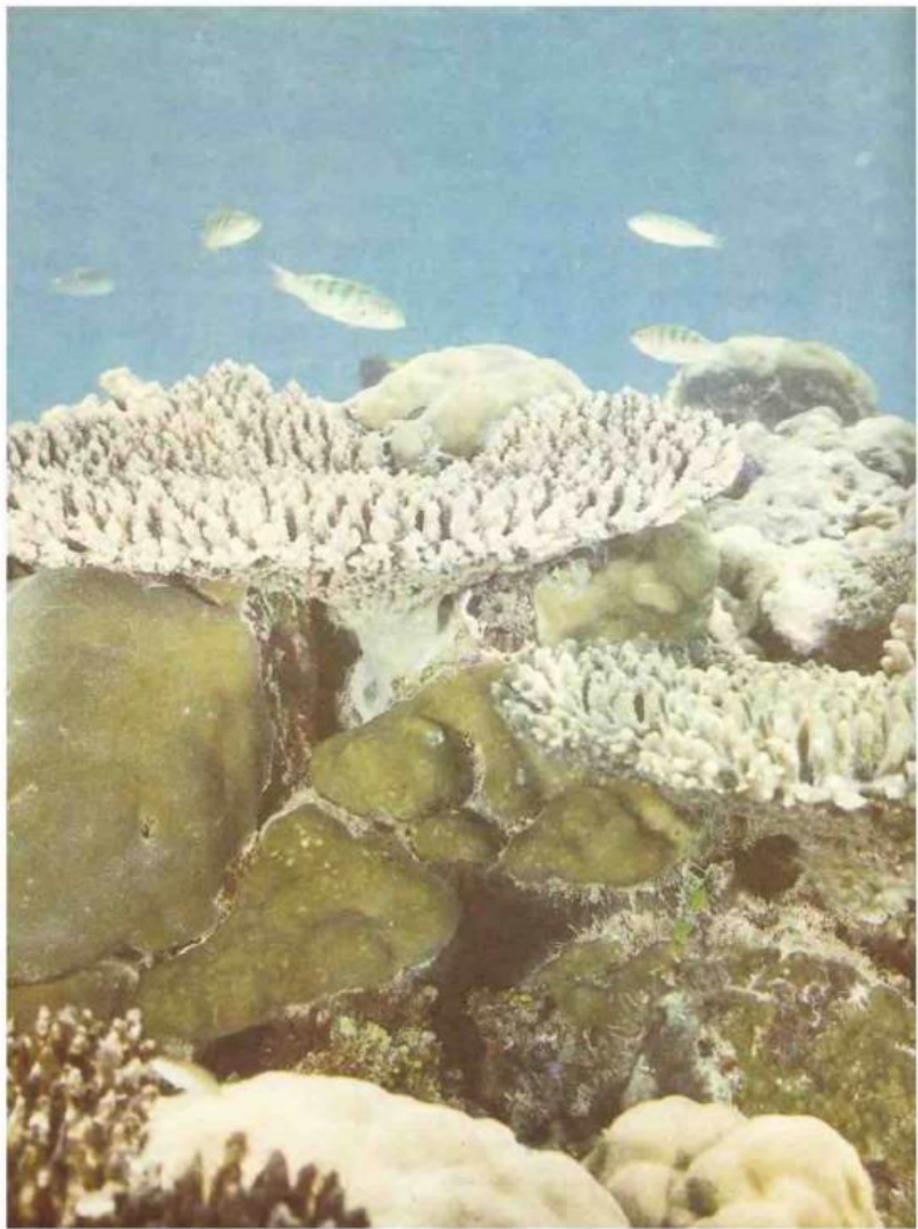
«Дмитрий Менделеев», когда коралловые постройки острова были вторично исследованы биологами и геологами (Наумов, 1972; Голиков и др., 1973; Леонтьев, 1973). За семьдесят с лишним лет, прошедших со времени английской экспедиции, никаких существенных изменений в конфигурации отдельных островов, проливов между ними и всего атолла в целом не произошло. Однако всего год спустя 21—22 октября 1972 года на Фунафути обрушился разрушительный тайфун, центр которого прошел через атолл, совершенно преобразив его.

Когда «Дмитрий Менделеев» через два года снова зашел в лагуну Фунафути, участники экспедиции не узнали знакомых очертаний берегов. Краткое, но очень выразительное описание разрушений дано в статье руководителя обеих экспедиций на «Дмитрии Менделееве» А. А. Аксенова (1975). «Весь юго-восточный берег теперь окаймлен сплошным штормовым валом из обломков кораллов. Общая длина вала 19 км, высота около 4 м; он соединил все острова юго-восточной части атолла, и проливы перестали существовать. Между штормовым валом и прежней линией берега образовалась узкая, вытянутая лагуна глубиной до 1,5 м и шириной 20—30 м. Обломки кораллов, слагающие штормовой вал, очень крупные. Большая часть обломков — это окатанные цельные колонии размером 30—40 см.» Ученые-кораллисты Гавайского и Фиджийского университетов — Г. Байнис, П. Беверидж и Дж. Марагос (G. Bainis, P. Beveridge and T. Maragos, 1974) посетили атолл всего через месяц после тайфуна. С помощью аквалангов они обследовали внешнюю сторону штормового вала и обнаружили на склоне лишь гладкую известковую плиту. Только на глубине 15—20 м были найдены обломки кораллов, но ни одной живой колонии не сохранилось — все было сметено и выброшено на берег сильнейшими штормовыми волнами. Рифообразующие кораллы отличаются прочностью и хорошо противостоят накату, но ударов урагана не выдерживают и они. Во время шторма отдельные оторванные колонии играют роль пушечных ядер. С каждым ударом они разбивают живые колонии, порождая новые обломки, которые в свою очередь бомбардируют риф. Когда сила ветра и волн достигает известного предела, на рифе начинается разрушительный процесс, подобный цепной реакции, который и приводит не только к полному уничтожению биоценоза, но и вносит серьезные изменения в геологическую структуру рифовой платформы.

Выше уже говорилось подробно о случае гибели рифа в ре-

202. Справа — угнетенный мягкий коралл.

Right, a stunted soft coral.



зультате землетрясения. Характер повреждений при этом мало чем отличается от того, что оставляет после себя ураган, хотя продолжительность воздействия на риф измеряется не сутками, а минутами. При первых подземных ударах обламываются ветвистые кораллы, массивные же отрываются от дна. Затем наступает очередь цунами. Гигантские волны, вызванные землетрясением, со страшной силой и скоростью обрушаиваются на риф и приводят в движение тяжелые шаровидные кораллы, которые, катаясь по дну, довершают начатое разрушение. То, что не разбивается и не раздавливается, оказывается погребенным под слоем обломков.

Известны случаи гибели коралловых рифов под потоками лавы при извержении вулканов. Именно так 26 августа 1886 года были уничтожены рифы вокруг вулканического острова Кракатау при одном из самых сильных за всю историю человечества извержений. Сотрудники университета в Гонолулу Р. Григг и Дж. Марагос (R. Grigg and J. Maagao, 1974) сообщили об уничтожении потоками раскаленной лавы рифов у одного из Гавайских островов.

Величина подъема и спада воды при приливо-отливных течениях подчинена строгой закономерности, и кораллы хорошо приспособлены к этим регулярным изменениям уровня океана. Однако изредка наблюдаются необычайно сильные отливы, во время которых морское дно обнажается ниже нормального уровня. Обитающие там кораллы не адаптированы к обсыханию и потому могут погибнуть в таких случаях. В 1972 году на острове Гуам (Марианские острова) совпадение местных метеорологических условий с некоторыми аномалиями общеокеанического характера вызвали самое низкое стояние воды за все 26 лет с тех пор, как на Гуаме начали регистрировать уровень моря. Как указывает японский исследователь М. Ямагучи (M. Yamaguchi, 1975), это привело к массовому вымиранию рифовых организмов, включая и кораллы, на значительной акватории. Аналогичным образом после аномально низкого отлива в 1970 году на 80—90 % погибли кораллы на двух рифах в Красном море.

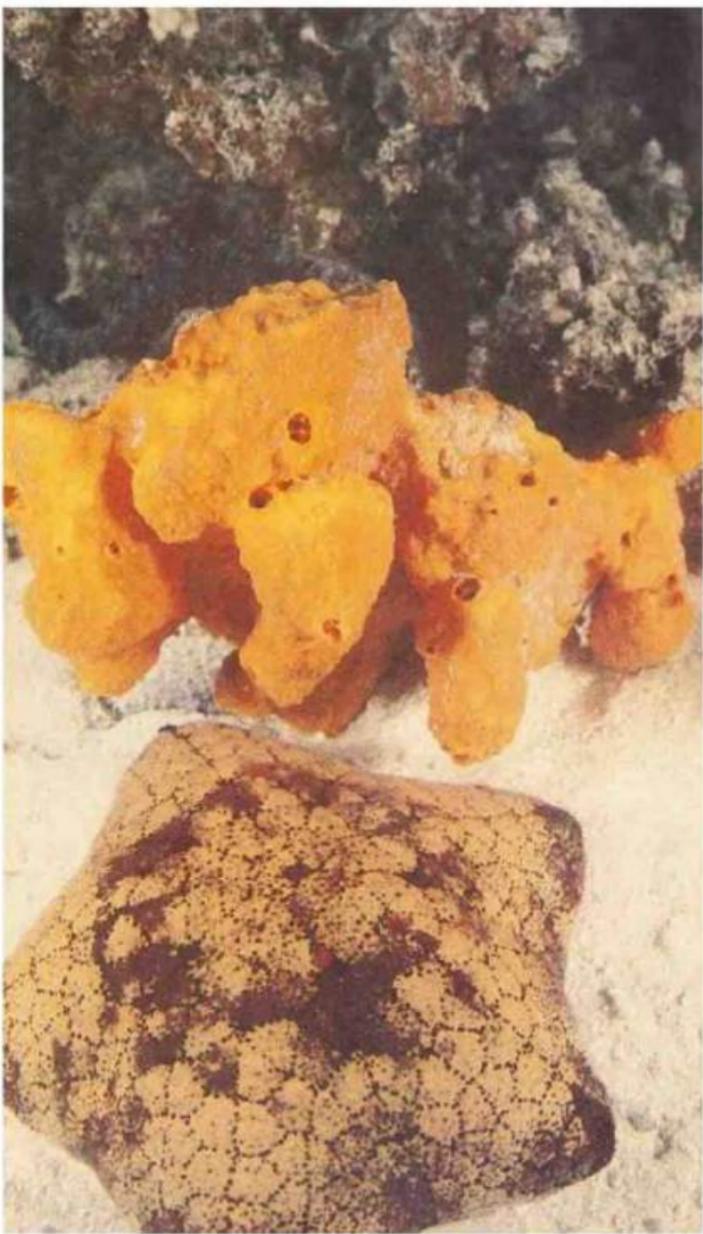
Кроме гибели в результате перечисленных выше стихийных бедствий, смерть кораллового рифа может быть вызвана чисто биологическими причинами. Так, у атлантического побережья тропической Америки иногда наблюдается вспышка массового развития

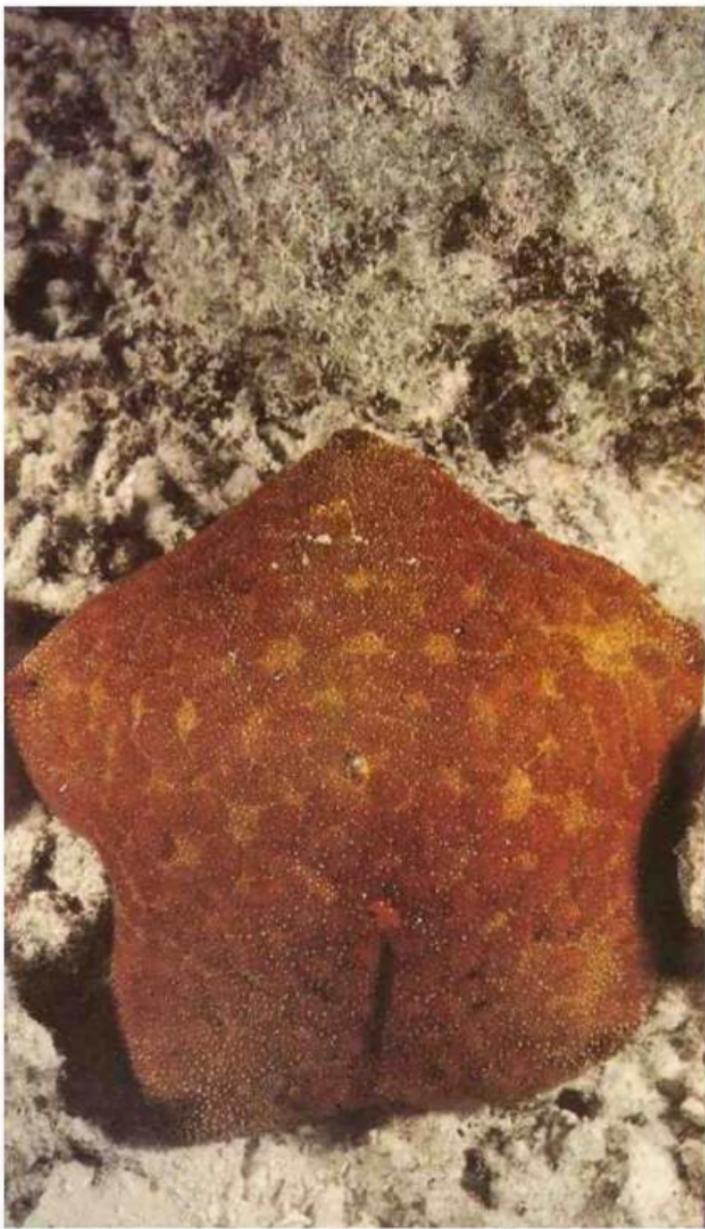
203. Биоценоз кораллов с твердым скелетом.

The biocenosis of corals with hard skeleton.

204—205. Звезда культиста *Culcita novaguineae* обычно на рифах Тихого океана.

The starfish *Culcita novaguineae* is a common resident on reefs in the Pacific Ocean. ▶





микроскопически маленьких одноклеточных планктонных водорослей гимнодиниум (*Gymnodinium brevis*); они появляются в таком огромном количестве, что изменяется даже цвет морской воды, почему это явление и получило название «красного прилива».* Водоросли ядовиты и вызывают массовую гибель множества морских животных. Американский исследователь Г. Смит (G. Smith, 1975) описал случай сильного разрушения красным приливом участков кораллового рифа в Мексиканском заливе.

Как уже упоминалось, страшные разрушения коралловым сообществам наносят полчища хищных морских звезд терновый венец (*Acanthaster planci*). До начала 60-х годов нашего столетия случаев массового размножения звезд и уничтожения ими коралловых рифов известно не было. Более того, терновый венец

* Термин этот не совсем точен: водоросли могут окрашивать воду не только в красный, но также в желтый и коричневый цвета. Небезынтересно отметить, что гимнодиниум находится в самом близком родстве с подробно описанными выше симбионтами герматипных кораллов симбиондииум.

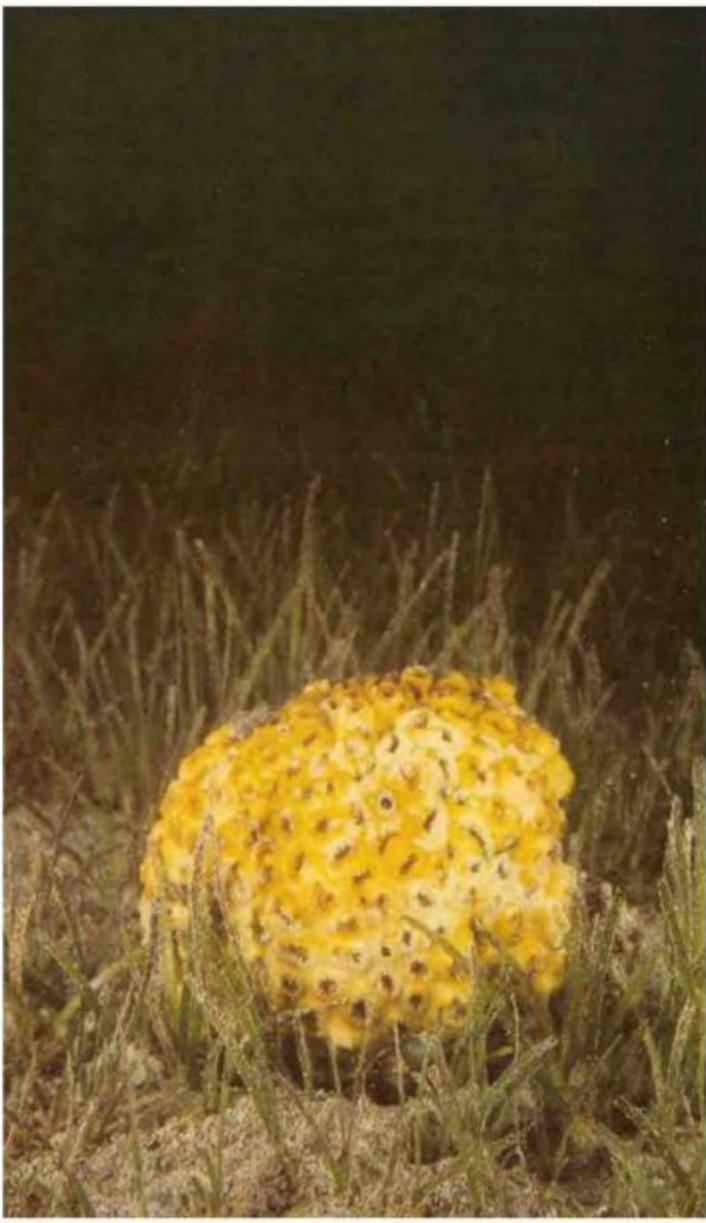
считался относительно редкой морской звездой, и о ее существовании знали только специалисты. Как и многие другие хищные морские звезды, терновый венец питался преимущественно моллюсками и другими неподвижными или медлительными мелководными животными тропической зоны Тихого и Индийского океанов (в Атлантике этот вид отсутствует).

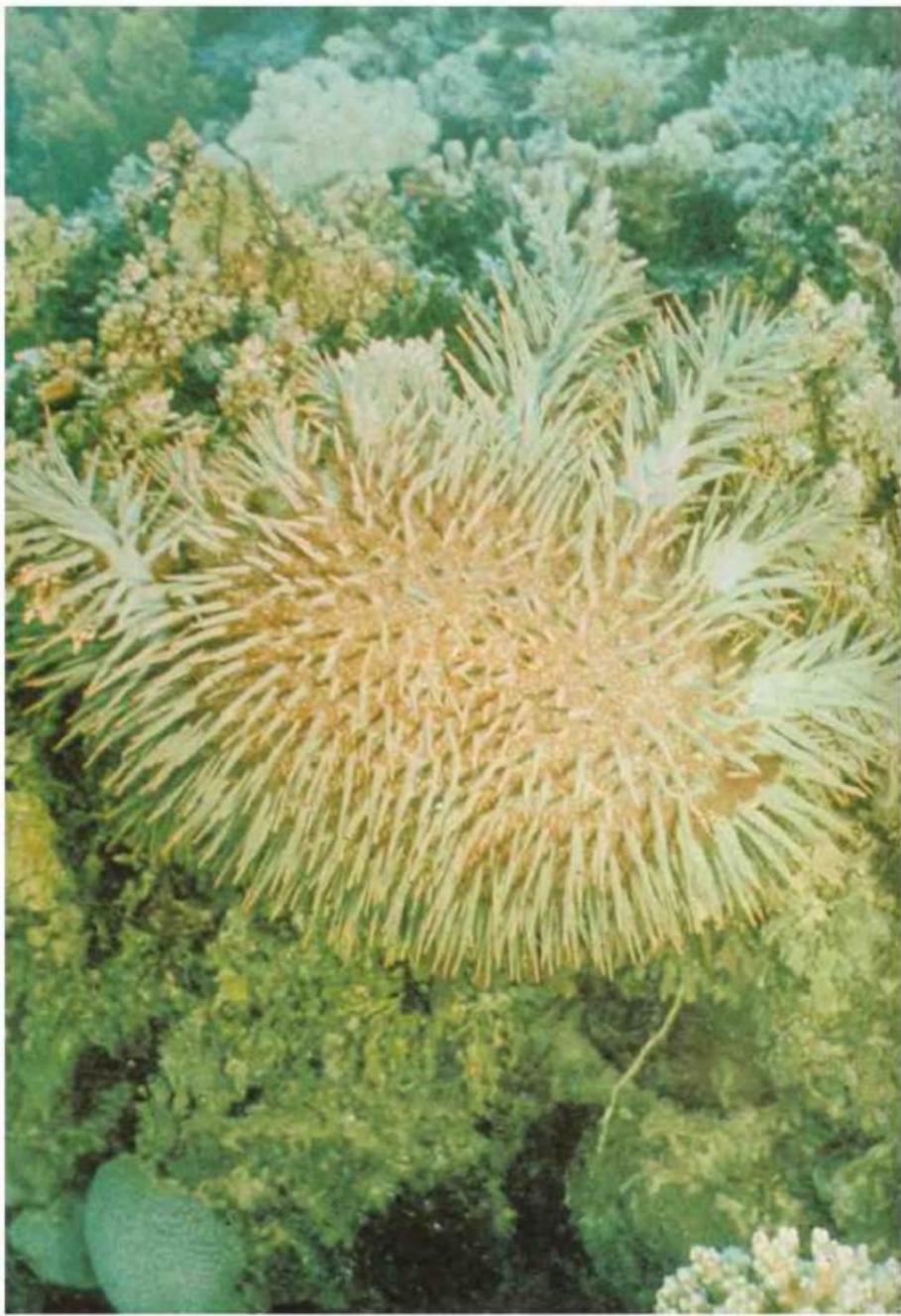
В 1965 году в прессе появились первые сообщения о массовом появлении тернового венца на рифах Тихого океана и уничтожении им кораллов. Вскоре нашествие морских звезд приняло характер бедствия, так как от них пострадало много коралловых островов, в первую очередь в районе Большого Барьерного рифа. Тысячи терновых венцов подобно саранче сметали на своем пути все живое, и ряд рифов оказался под угрозой полного уничтожения. Встал вопрос о мерах борьбы с этим вредным иглокожим, для чего понадобилось детально изучить его биологию.

Акантастер — одна из самых крупных морских звезд, в диаметре он достигает 30—35 см, хотя изредка встречаются и более крупные полуметровые экземпляры. У молодых звезд этого вида всего пять лучей, но по мере роста их число увеличивается и у старых особей достигает 18—21. Спинная сторона акантастера покрыта солями подвижных острых шипов 2—3 см длиной, что и послужило

206. В бухте острова Нукуалофа (острова Тонга) в результате длительных сильных дождей коралловый риф погиб и на его месте развились заросли морской травы зостеры. В центре — угнетенная колония мадрепорового коралла фавия *Favia speciosa*.

In a bay on Nukualofa island, the Tonga group, the coral reef was killed by a prolonged heavy rain. The *Zostera* grass grew instead. In the middle, a stunted colony of the madrepore coral *Favia speciosa*.





поводом назвать эту звезду «терновым венцом». Укол о шипы вызывает у человека сильную боль и последующее общее отравление (об этом уже говорилось в главе об опасных и ядовитых рифовых животных). Окраска звезды довольно разнообразная — сероватая, серо-голубая, иногда грязного красноватого цвета, шипы оранжевые или красные.

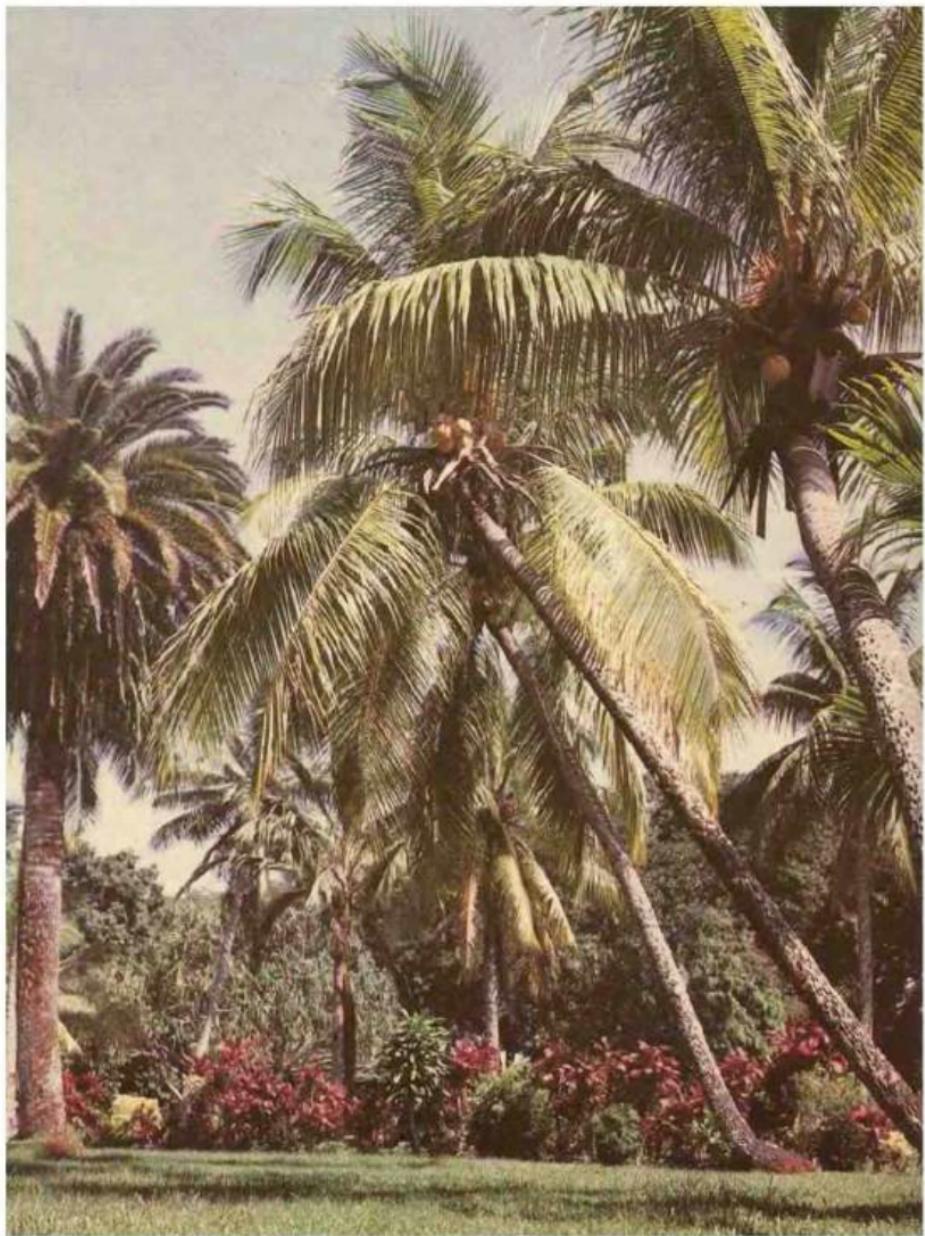
По наблюдениям австралийских зоологов Ф. и С. Талботов (F. and S. Talbot, 1971), терновый венец размножается один раз в год (в районе Большого Барьерного рифа в декабре—январе), причем одна самка выметывает в воду 12—24 миллиона мельчайших икринок. Микроскопически маленькие личинки первое время держатся в планктоне, и их частично выедают различные планктонные хищники. Едва осев на дно и превратившись в маленькую звезду, акантастер становится ядовитым, и потому у него почти нет врагов. Достоверно установлено, что этих звезд могут поедать крупные брюхоногие моллюски тритоны (*Charonia tritonis*). Сообщения прессы о нападении на тернового венца стаек креветки хименоцера (*Hymenocera picta*), по-видимому, следует объяснять богатой фантазией некоторых журналистов.

Акантастер питается исключительно животной пищей. Мелкую добычу он заглатывает целиком, а более крупных животных обволакивает вывернутым наружу через рот желудком, который втягивает обратно после окончания переваривания. Кораллы обычно настолько велики, что ни заглотить колонию, ни окружить ее желудком звезда не может. Поэтому она просто прижимается слегка вывернутым желудочным отделом к колонии и медленно ползет, всасывая и переваривая на ходу мягкие ткани. За звездой, ползущей по рифу, остается белая полоска обглоданного скелета коралла. Без вреда для рифа на одном гектаре может прокормиться около 65 терновых венцов средней величины. Когда их число увеличивается, рифу грозит серьезный урон и даже гибель. По данным Ф. и С. Талботов (1971), на рифе, подвергшемся массовому нашествию терновых венцов, звезды движутся сплошным фронтом со средней скоростью около 35 м в сутки, уничтожая до 95 % кораллов. Хищники не только ползают по поверхности массивных колоний, но и заби-

207. Печально знаменитая морская звезда терновый венец *Acanthaster planci*.
The ill-fated Crown of Thorns starfish (*Acanthaster planci*).

208. Кокосовые пальмы на атолле Фунафути — основная сельскохозяйственная культура аборигенов.
The coconut palm is a basic crop for natives on Funafuti Atoll. ▶

209. Растительность на атолле Фунафути до тайфуна.
Vegetation on Funafuti Atoll before typhoon. ▶



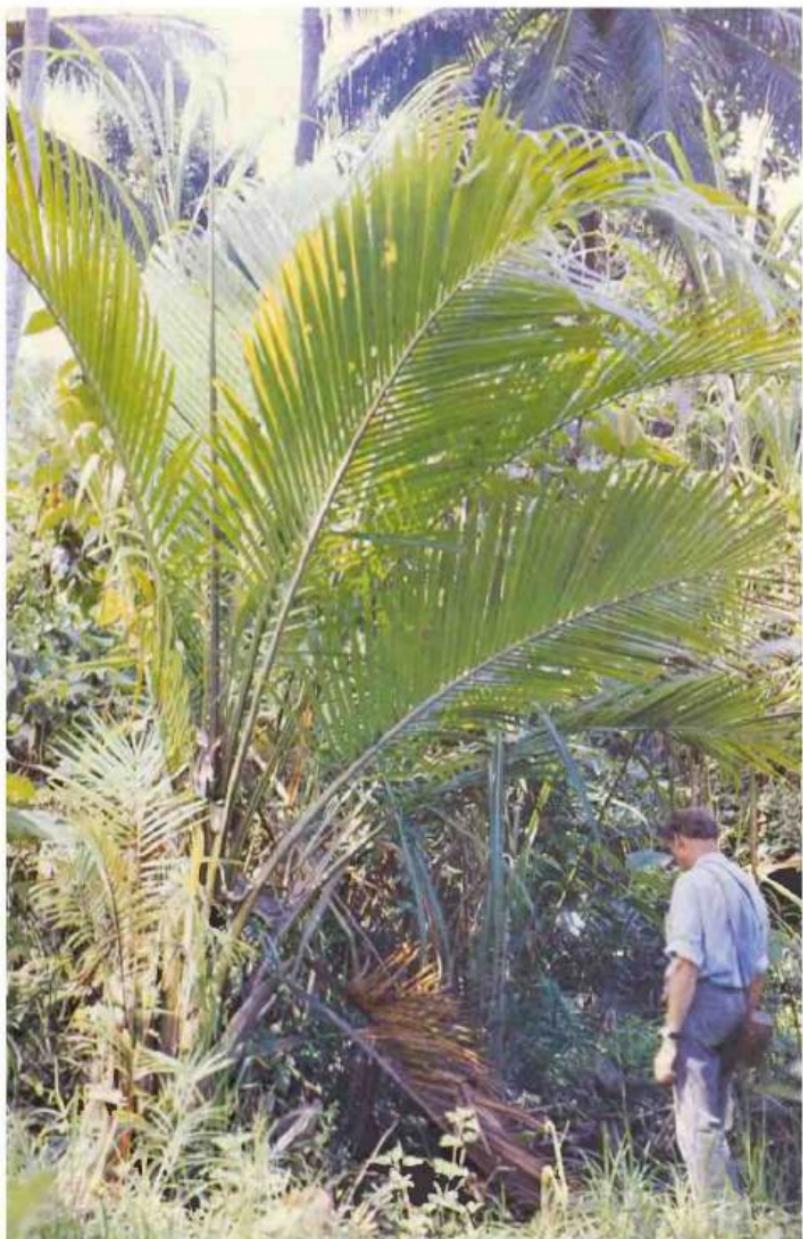




Рис. 10. Вот что оставил после себя тайфун Биби, пронесшийся над Фунафути 21—22 октября 1972 г.

122

It is all what was left after the typhoon Bibi crossed Funafuti Atoll in October 21—22, 1972.

323

раются в узкие щели, объедая кораллы любой формы. Опустошив риф, звезды быстро его покидают, переползая по луне более глубоких участков, и неожиданно появляются на другом, еще не тронутом ими рифе. Количество звезд при их массовом размножении достигает астрономической величины. При контрольных подсчетах, проводившихся на Гавайских островах, один аквалангист за час насчитывал от 2 750 до 3 450 терновых венцов, т. е. каждую секунду регистрировал наличие очередной звезды!

К концу 60-х — началу 70-х годов этого столетия бедствие приняло настолько значительные масштабы, что правительствами Австралии, Англии, Японии и США было организовано несколько экспедиций специально для изучения проблемы тернового венца и разработки мер борьбы с ним. Только в 1972 году было обследовано 83 рифа Тихого океана, причем общая сумма затрат достигла миллиона фунтов стерлингов.

Причина массового размножения акантастера, по-видимому, зависит от двух факторов. Несомненно, во многих случаях толчком для этого послужило загрязнение океана бытовыми и промышленными стоками и нефтепродуктами. По нашим наблюдениям 1971 года (Наумов, 1972), на островах Новые Гебриды и Фиджи достоверно установлено, что звезды в первую очередь нападают на те рифы, которые ослаблены загрязнением. Звезды скапливаются в массовом количестве именно на таких загрязненных участках и доканчивают разрушение, начатое человеком. Р. Эндик (R. Endean, 1973), специально изучавший проблему массового размножения тернового венца на Большом Барьерном рифе Австралии, также пришел к выводу о том, что основные районы массового размножения этих звезд и поражения ими коралловых рифов находятся в непосредственной близости от населенных пунктов.

Все предложенные меры борьбы с терновым венцом не дают желаемых результатов. Ручной сбор звезд аквалангистами малоэффективен, кроме того, он требует специального оснащения. Обработка рифа ядохимикатами приводит, в первую очередь, к гибели сачин кораллов и других организмов рифового биоценоза и лишь в последнюю очередь яд начинает действовать на звезд. Некоторые предложения — например, огораживание рифа оголенными электропроводами, через которые пропускается электрический ток, — вообще неосуществимы по чисто техническим причинам.

Меры, принятые для охраны естественных врагов акантастера — брюхоногих моллюсков тритонов, — сами по себе достойны всяческого поощрения, так как способствуют поддержанию численности исчезающего вида, но они, конечно, не могут оказать сколько-нибудь заметного воздействия на популяцию тернового венца.

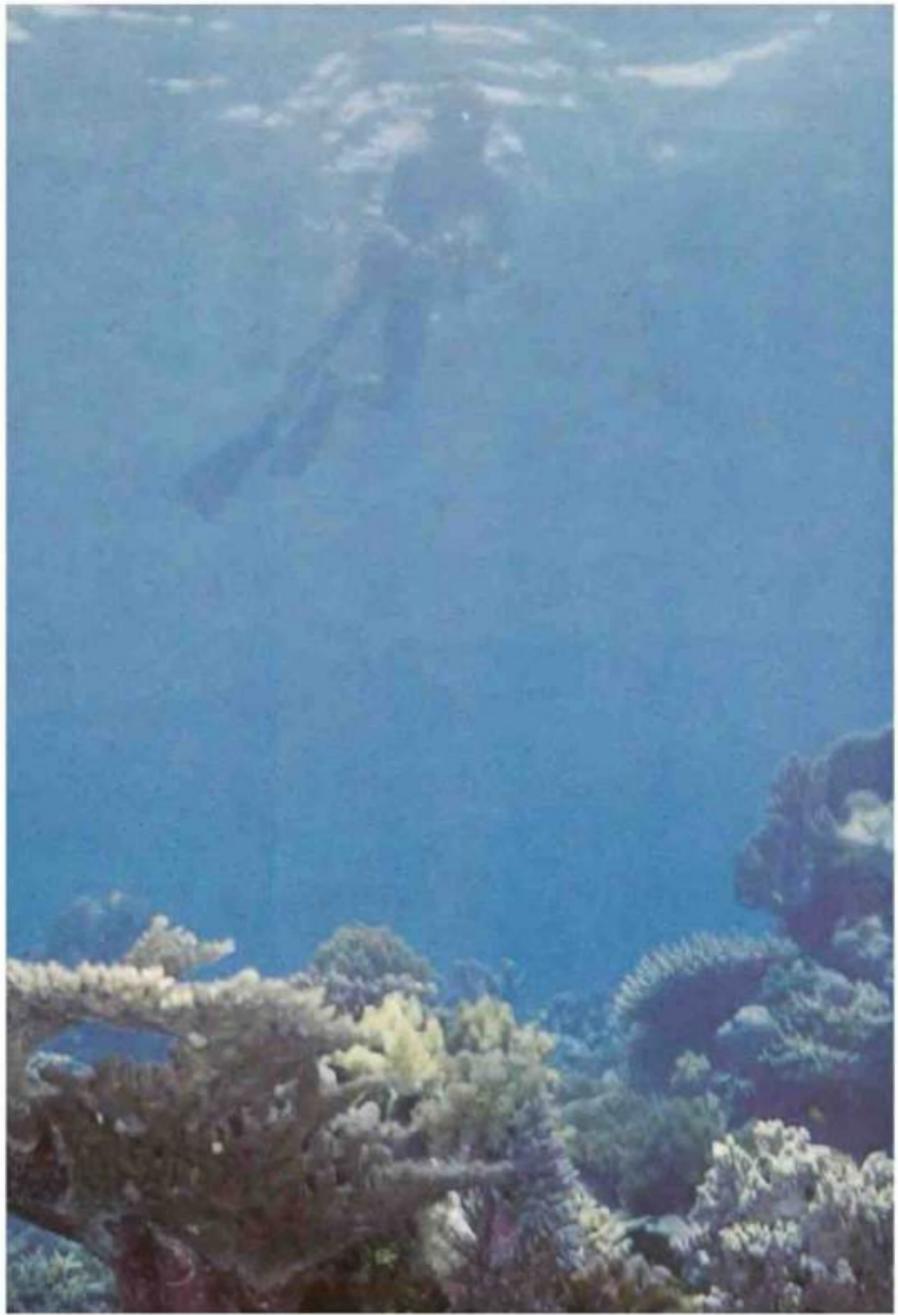
Несмотря на провал всех мероприятий по борьбе с хищной морской звездой, ее численность неожиданно стала сокращаться, и к концу 70-х годов угроза уничтожения коралловых рифов отпала. Отсюда напрашивается вывод о том, что массовое появление акантастеров, имевшее место в 60-годах, зависело не только от загрязнения среды, но, может быть, объясняется также естественным пиком размножения этого вида. Как и в популяциях любых других животных, такие пики и спады между ними у тернового венца бывали и раньше, но в данном случае естественное массовое размножение звезд проходило на фоне благоприятного для них ослабления коралловых рифов вследствие загрязнения. Если это так, то прогноз на дальнейшее не может считаться благоприятным. Фактор загрязнения не только не уменьшился, но имеет явную тенденцию к возрастанию. Скорее всего при следующем пике размножения терновой венец найдет для себя еще более подходящие условия, и тогда коралловые биоценозы могут оказаться на грани полного уничтожения.

Таким образом, гибель рифов, подвергшихся нападению полчищ хищных морских звезд, должна рассматриваться как смешанный результат природного и антропогенного воздействия. Непроруманная хозяйственная деятельность человека — и, как следствие, загрязнение океана бытовыми и промышленными стоками, а также попадание в воду нефтепродуктов — приводит к гибели коралловых биоценозов не менее быстро, чем натиск тернового венца. Во всех подобных случаях коралловые рифы погибают не по чьему-то злому умыслу. Но этого нельзя сказать относительно испытания на атоллах ядерного оружия. Так, печально окончилось существование всего живого на атоллах Бикини и Эниветок, где производились испытания американских атомных бомб; несмотря на протесты мировой общественности, проводятся испытания атомных устройств во французской Полинезии. Результаты ядерного взрыва имеют для коралловых биоценозов чрезвычайно далеко идущие последствия. Американский ученый Р. Иоганнес (R. Johannes, 1970), обследовавший атолл Эниветок через 13 лет после взрыва атомной бомбы, нашел на рифе лишь маленькие колонии четырех самых обычных видов кораллов. Ни ураганы, ни землетрясения, ни терновый венец не оставляют после себя такие глубокие и такие стойкие поражения подводных коралловых садов.

210. Главный враг тернового венца — крупный брюхоногий моллюск тригон *Charonia tritonis*.

The big gastropod mollusc *Charonia tritonis* is a major enemy of the Crown of Thorns starfish. ▶





9. ИЗУЧЕНИЕ РИФОВ

Общие методы гидробиологических исследований, описанные в специальных руководствах (Жадин, 1960; Константинов, 1967; Яшнов, 1969 и др.), применимы и для изучения коралловых рифов, но условия работы на них настолько своеобразны, что требуют внесения целого ряда поправок и уточнений. Коралловый риф служит редким примером биоценоза, приуроченного к двум вертикальным зонам — литорали и сублиторали. Естественно, что для получения сравнимых данных как литоральная, так и сублиторальная части рифа требуют применения единой методики, между тем как во всех руководствах наблюдения и сборы материала на литорали и в сублиторали рекомендуется проводить разными методами и с помощью разных орудий. Применение традиционных количественных и качественных орудий сбора, обычно используемых при сублиторальных работах, на рифах полностью исключено. Створки дночерепателя замкнутся, лишь поцарапав твердый известняк, а мешки трала или драги будут разорваны о выступающие части кораллов. Кроме того, следует иметь в виду, что близость к коралловому рифу чревата серьезной опасностью для судна, с которого проводятся работы. Поэтому первые исследователи коралловых рифов могли лишь собирать образцы во время отлива, рассматривать дно и его обитателей с поверхности через прозрачную воду и доставать отдельные колонии из глубины с помощью туземцев-ныряльщиков.

211. В прозрачной воде человек теряет ощущение глубины.

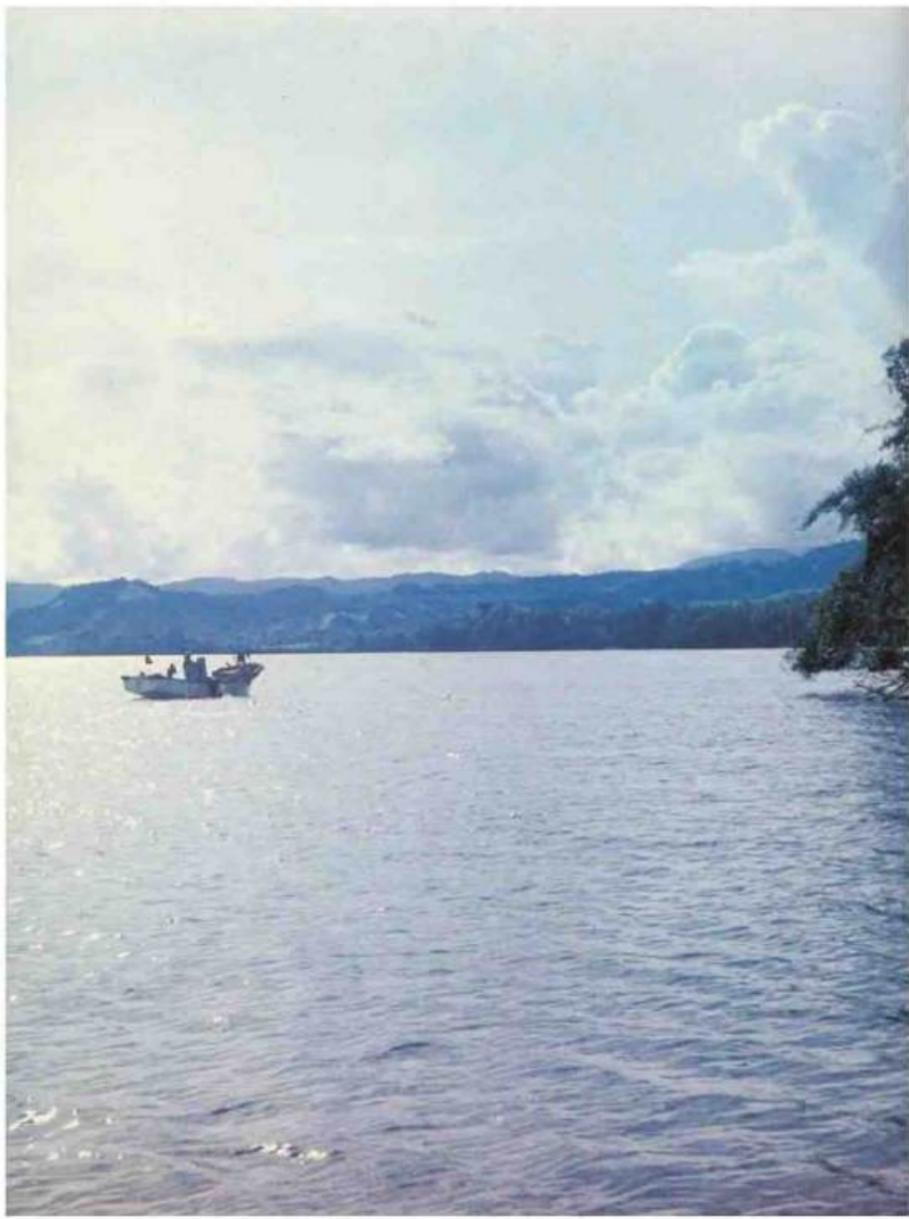
In transparent water the diver loses the sensation of depth.

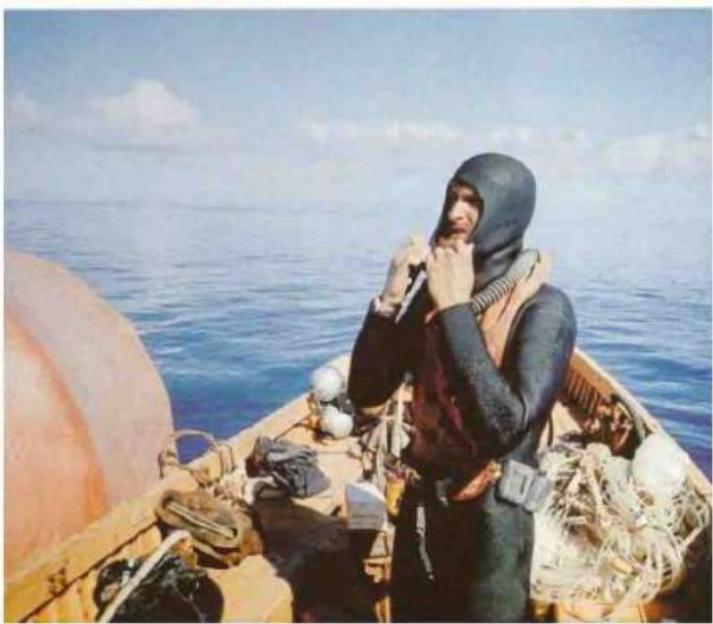
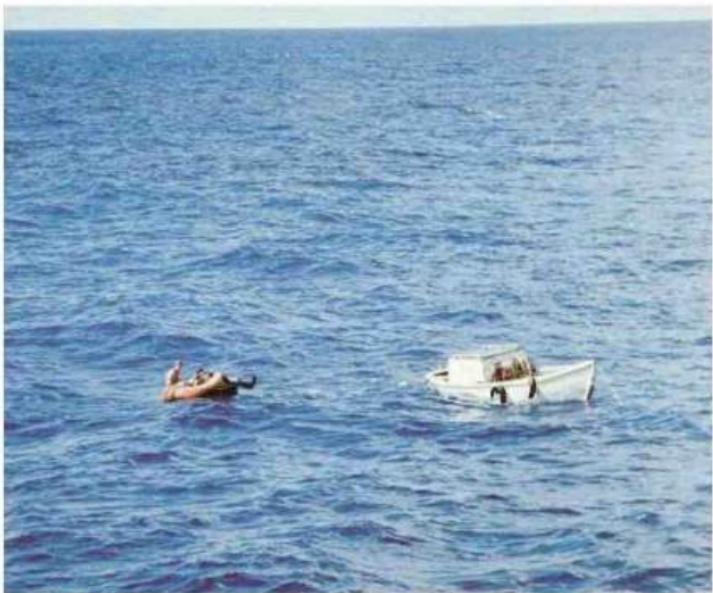
212. Работа в бухте.

At work in the bay. ▷

213—214. Лодки и боты над работающими на рифе аквалангистами служат и для обеспечения, и для страховки.

The boats serve to maintain scuba divers working on reef and to ensure them against accidents. ▷





Положение в корне изменилось, когда исследователь сам получил возможность спуститься в неосыхающую зону рифа и продолжать его исследование практически теми же методами, которые до этого применялись только на литорали. Использование автономных дыхательных аппаратов — аквалангов позволило рассматривать вплотную весь коралловый биоценоз, собирать образцы кораллов и обитателей рифа на любой глубине и доставлять в лабораторию специально отобранные неповрежденные экземпляры. С помощью акваланга стало возможно также составление карт распределения жизни на рифе. В последние годы некоторые зарубежные исследователи для описания и картирования коралловых рифов начали применять небольшие подводные лодки с экипажем из двух-трех человек, а в целях проведения длительных стационарных наблюдений и постановки экспериментов использовать подводные дома-лаборатории.

Легководолазные работы в тропиках вообще и на коралловых рифах в частности отличаются известной спецификой и далеко не так просты, как это может представиться с первого взгляда. Прозрачная, теплая вода, яркое солнце, кажется, создают идеальные условия для погружений даже при отсутствии достаточной подготовки для работы под водой. Однако эта легкость и доступность в значительной степени обманчивы.

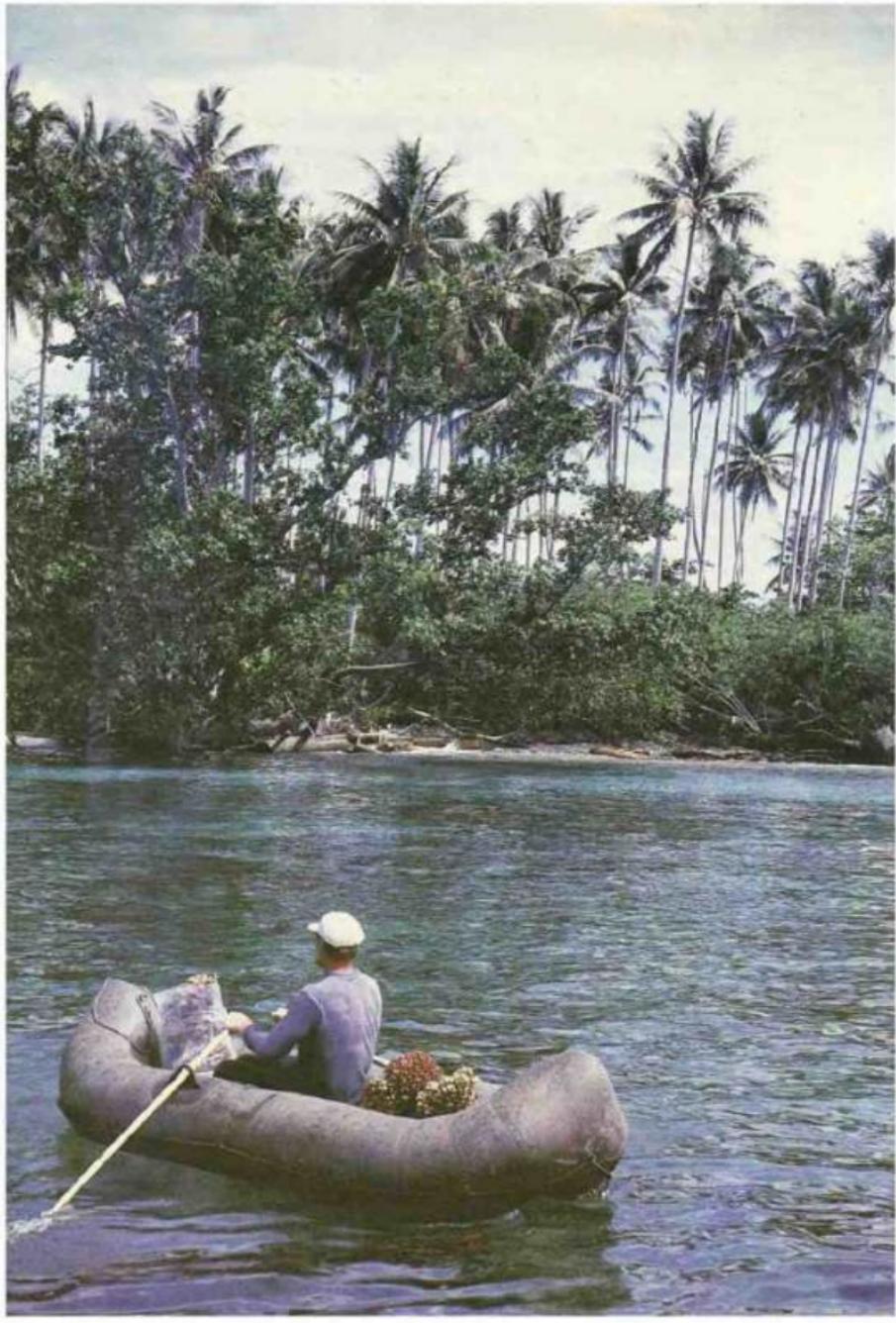
В умеренных, а тем более в полярных морях основной фактор, ограничивающий работы под водой, — это низкая ее температура. Полярные исследователи и легководолазы хорошо знают, что привыкнуть к холodu нельзя, можно лишь более или менее научиться использовать различные приемы для сохранения тепла. Однако волонепроницаемые комбинезоны и костюмы затрудняют движения, и через сравнительно короткий срок человек уже начинает испытывать желание выйти из воды.

В тропиках же можно часами находиться в море, не чувствуя озоба. Работая при ярком солнце и в прозрачной воде, человек практически теряет субъективное ощущение глубины — передко с глубиной более 40 м хорошо видны волны на поверхности моря и днище шлюпки, с которой проводятся погружения. Иллюзорная близость дна к поверхности, прекрасное самочувствие и полная свобода действий подчас оборачиваются серьезной опасностью.

Легководолаз, ошеломленный яркими впечатлениями или углубившийся в работу, легко теряет чувство времени и глубины. Он перестает наблюдать за контрольными приборами. Время ле-

215. На страховке водолаза.

Maintaining the diver.



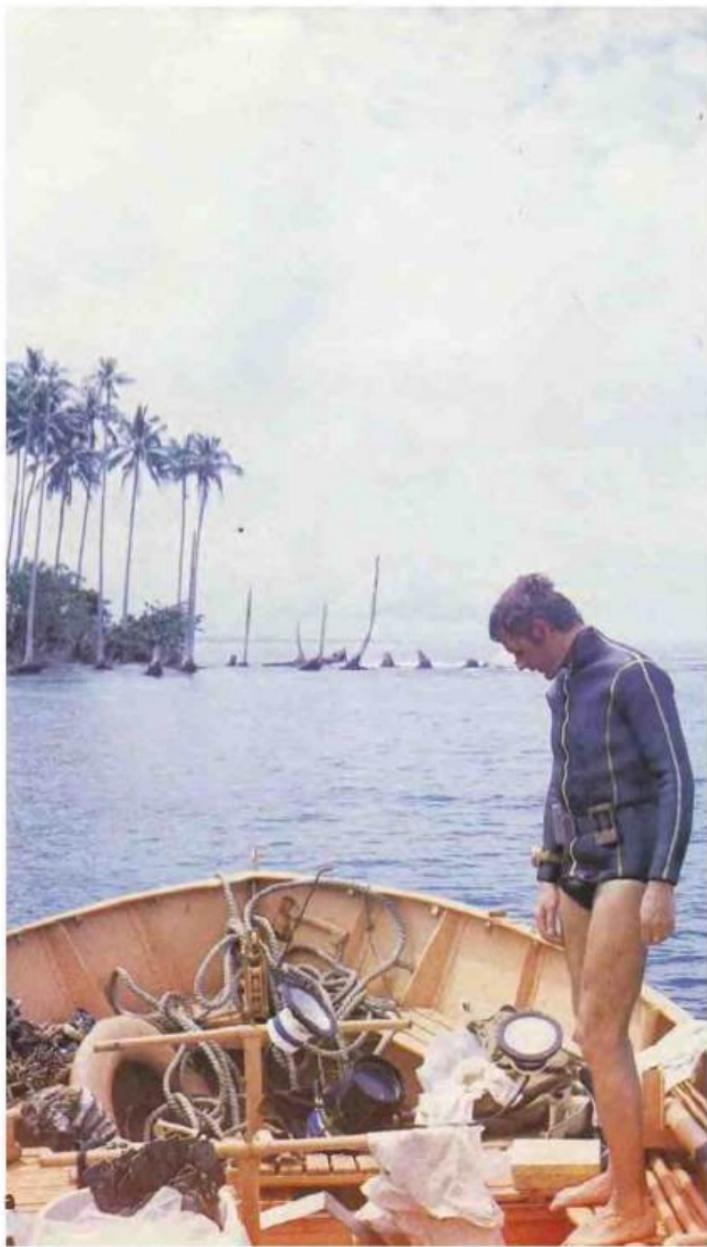
тит незаметно, и вдруг оказывается, что запас воздуха подходит к концу и уже нет возможности сделать при подъеме необходимые остановки на малых глубинах, чтобы избежать кессонной болезни. Кроме того, столь же незаметно для себя легководолаз может погрузиться на такую глубину, где наркотическое действие азота приводит к эйфории и человек теряет контроль над собой. Конечно, опасности глубинного наркоза и кессонной болезни свойственны не только тропикам, но в полярных и умеренных морях холод постоянно напоминает легководолазу о необходимости заканчивать работу. История исследования «благословенных» тропических вод знает немало несчастных случаев с легководолазами, даже обладавшими большим опытом, полученным в суровых условиях полярных бассейнов.

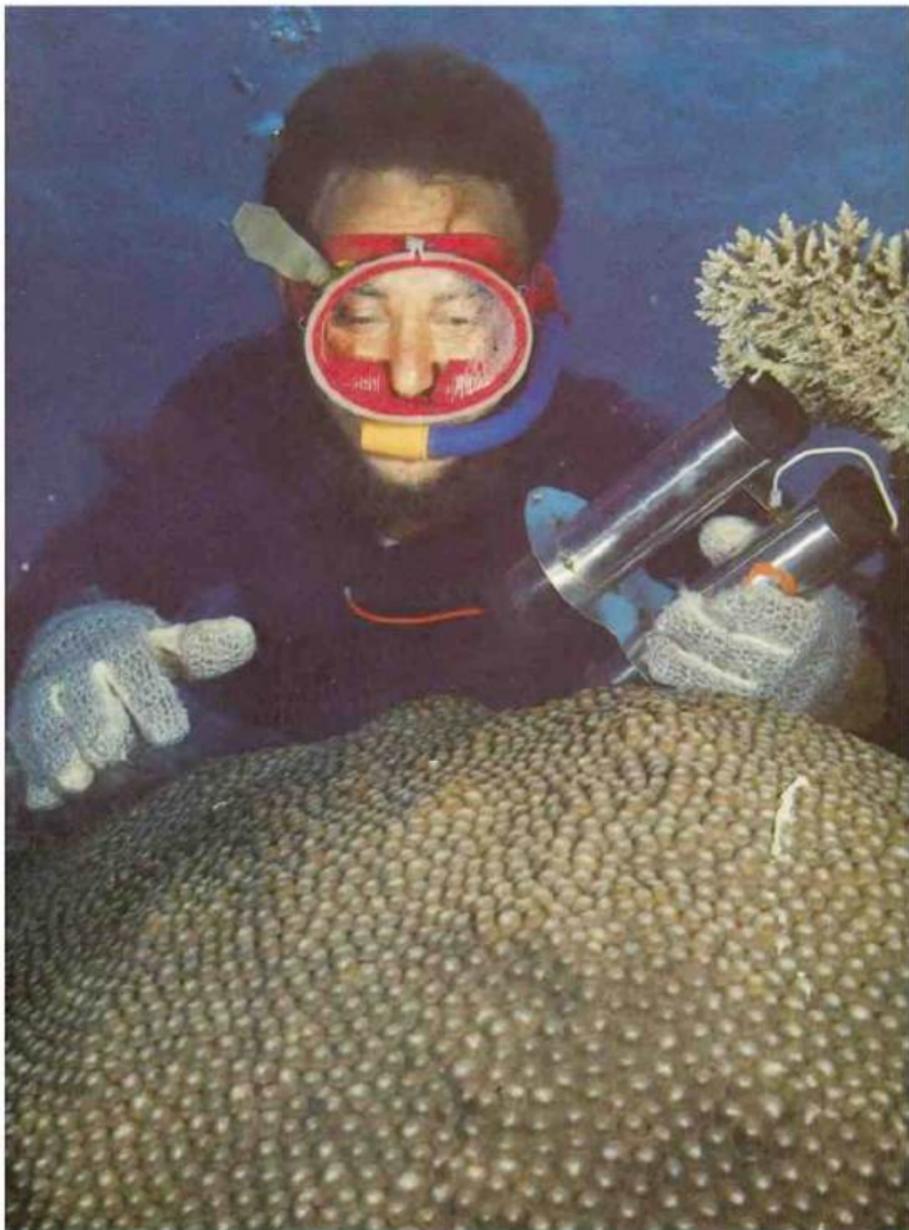
В последние годы при погружениях стали широко использовать специальный прибор — индикатор декомпрессии, который показывает водолазу, какие выдержки и на каких глубинах необходимо сделать во время подъема к поверхности. Это позволяет более рационально использовать время пребывания под водой, но полной гарантии безопасности все-таки не дает. Поэтому, если запланированы работы на глубине выше 12 м, тропическая подводная экспедиция должна иметь в своем распоряжении барокамеру.

Несмотря на то, что в водах теплых тропических морей человек может находиться часами, не чувствуя озноба, на рифах нельзя работать без гидрокостюма — он защищает легководолаза от царапин и поранений об острые кончики колоний и от яда различных «жгущих» обитателей кораллового биоценоза, о которых уже говорилось подробно.

Визуальное описание рифов сводится к изучению общего распределения животных и растений, составлению биологических схем и карт, выделению основных комплексов, которые образуют кораллы и их обитатели. Обычно одновременно ведут промеры для составления карт глубин и подводного рельефа, собирают образцы грунта, устанавливают приборы для измерения подводной освещенности, направления и скорости течений. Уже на самой первой стадии для документации материала широко используется подводное фотографирование. Параллельно с этими работами начинают собирать качественные и количественные пробы населения морского дна. Так как скорость легководолаза, снабженного только ластами, очень невелика, для рекогносировочного осмотра больших площадей дна исследователя буксируют на подводных планерах.

216. После спуска.
After diving.





Сбор образцов самих кораллов, а также растений и животных кораллового биоценоза требует специального оборудования и значительно отличается от аналогичных работ в любых других морских сообществах. Кораллы в большинстве случаев прочно припастиают к известняковой основе рифа. Вместе с тем они легко ломаются при отделении от грунта, транспортировке на поверхность и, главное, уже на борту вспомогательного бота. При обращении с ними необходимо применять значительную физическую силу и в то же время соблюдать сугубую осторожность.

Основное орудие сборщика кораллов — лом с загнутым кончиком легко изготовить из металлического прута толщиной 30—35 мм. По форме этот лом напоминает обычный гвоздодер (последний также вполне пригоден для сбора небольших кораллов), но несколько длиннее и толще него. Обычно длина ломика не превышает 70—80 см, но каждый подбирает себе орудие, сообразуясь со своими силами. В верхней части ручки сверлят отверстие для веревочной петли, которую надевают на запястье правой руки. Если с помощью лома отделить коралл не удается, можно использовать длинное (до 30—40 см) зубило и кувалду, но ветвистые кораллы при этом способе отделения часто ломаются. Чтобы облегчить подъем отделенного образца на поверхность, можно привязать к нему полиэтиленовый мешок, заполненный отработанным воздухом.

Каждая пара сборщиков должна иметь небольшую надувную лодку, плотик или же камеру от грузового автомобиля, затянутую крупной сетью (делью), в которые грузят добывшие образцы для транспортировки к боту или на берег. Длительный опыт работы на рифах показывает, что все образцы кораллов во избежание путаницы должны быть снабжены этикетками еще на дне. Наиболее целесообразно заранее заготовить латунные или медные бирки с выбитыми на них номерами. Через отверстие в бирке продевают медную проволоку (можно в пластиковой изоляции). Бирку прочно привязывают к кораллу, и она остается на нем во время всех последующих длительных операций по обработке. Шаровидные колонии удобнее предварительно заворачивать в кусок дели, привязав бирку к последней, а не к самому кораллу, где она будет плохо держаться.

Кораллы, предназначенные для коллекции, нуждаются в тща-

217. В руках исследователя рифа прибор для получения пробы грунта.
The reef investigator with a sampler for bottom sediments in his hand.

218. За работой легководолаз теряет чувство времени.
Absorbed in his work, the scuba diver can lose the sensation of time. ▶





тельной обработке, главная цель которой заключается в полном удалении мягких тканей и последующем отбеливании и высушивании скелета.

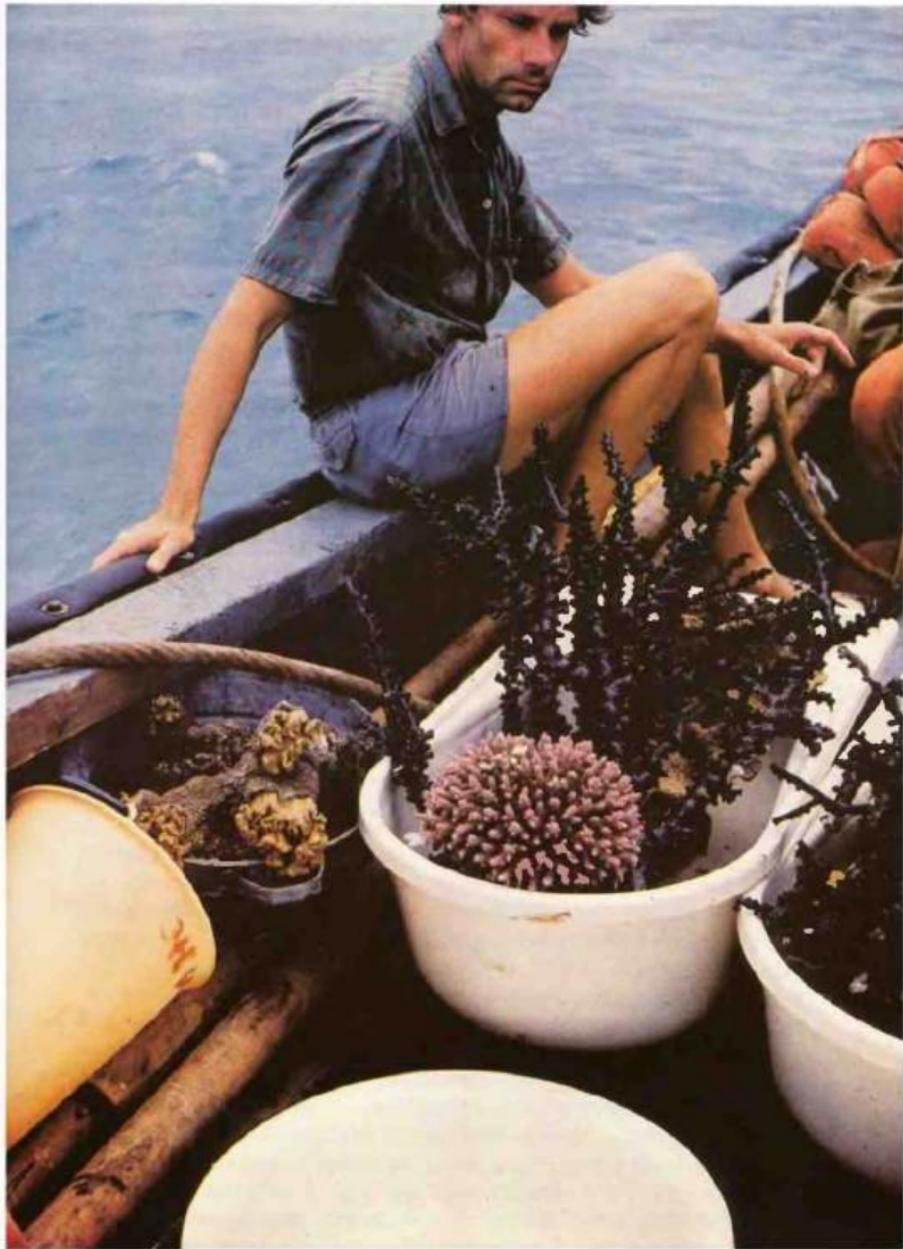
Прекрасные результаты дает народный способ обработки кораллов, предназначенных для продажи. Нанизанные на веревку колонии спускают на глубоком месте за борт парусной лодки и буксируют в течение нескольких часов. При достаточной скорости движения встречные струи воды начисто смывают мягкие ткани кораллов. Затем скелеты высушивают на жарком тропическом солнце. В условиях экспедиции для первой процедуры обычно нет ни времени, ни подходящих плавсредств. Все собранные образцы доставляют на судно и помешают в большие сосуды, залитые забортной водой. Мы использовали с этой целью большие полистиленовые чаны, детские ванны и специально сваренные из листовой нержавеющей стали емкости объемом до 0,5 кубометра. Пригодны и обычные деревянные бочки, всегда имеющиеся на судне. Наиболее крупные колонии можно замачивать в бассейне из брезента. Размещать все емкости следует только на открытой палубе, так как вскоре от них начинает распространяться ощутимый «аромат». Процесс вымачивания длится двое-трое суток, за это время необходимо несколько раз сменить воду. Если кораллы держать все время в одиой и той же воде, они обычно получаются не такими белыми. Самая сложная, трудоемкая и малоприятная процедура обработки заключается в отмывании скелета. Для этого прямо к вентилю противопожарной системы прочно крепят брандспойт без шланга и под сильной струей отмывают вымоченные кораллы, добиваясь их полного обесцвечивания. Как правило, остатки мягких тканей вода смыгивает через несколько минут, но у некоторых кораллов (лобофиллии, симфиллии и др.) поверхность колонии защищена прозрачной целлюлозной пленкой, которую приходится в процессе отмывки по частям удалять пинцетом.

Отмытые кораллы раскладывают на брезенте — желательно в незатененном месте. Солнце и ветер быстро просушивают ветвистые и пластинчатые формы, после чего их можно заворачивать в бумагу и упаковывать. Массивные колонии нуждаются в очень длительной просушке, в противном случае они покрываются при хранении плесенью и темнеют. Хорошо обработанные кораллы имеют вид белого неглазурованного фарфора и так же, как фарфор, издают при легком ударе мелодичный звон.

Поскольку в результате обработки мадрепоровые кораллы

219. Собранные кораллы доставляются на судно в емкостях с водой.

The coral samples are transported to board ship in tanks with water.



теряют свой естественный цвет, желательно сделать предварительные зарисовки только что добытых экземпляров или снять их на цветную пленку. В идеальном случае коралл фотографируют прямо на дне, еще до отделения его от субстрата.

Если нужно доставить в лабораторию живые кораллы, их необходимо транспортировать по одному в больших сосудах с чистой морской водой, которую следует регулярно менять. Длительное содержание живых кораллов в аквариумах — дело крайне трудное и требующее сложного дорогостоящего оборудования. Во всем мире известно считанное число морских аквариумов, в которых демонстрируют живые кораллы, лучший из них находится в столице Новой Кaledонии — Нумеа.

Какое-то короткое время можно содержать на судне в лаборатории мадропоровые кораллы — при условии постоянного притока свежей забортной воды и наличии оборудования для ее аэрации.

Самое трудное при работе на рифах — получить количественные пробы, включающие сбор всего населения с определенного участка поверхности дна. С 1 м² рифа нередко собирают до 120—150 кг живых и мертвых кораллов, их обломков, сцепментированных известковыми водорослями, а также песка. Все это буквально нафаршировано тысячами самых разнообразных животных. Чтобы извлечь кораллобионтов из отверстий и полостей в рифе, сборщик должен орудовать ломом, кувалдой, зубилом и пинцетом. Проба помещается в брезентовые мешки (питонзы) и поступает в лабораторию для тщательной разборки, фиксации, этикетирования и последующего определения.

Для изучения фауны кораллобионтов кораллы определенного вида собирают по отдельности, доставляют их в лабораторию, где каждую колонию обмеривают, взвешивают, а затем разбивают, чтобы извлечь всех находящихся в ней животных.

Сбор бентических животных, которые обитают между колониями или на их поверхности, не отличается какой-либо спецификой, чего нельзя сказать о коралловых рыбках. На крючковую снасть или в мережи ловятся далеко не все виды, а использование сетей в коралловых зарослях полностью исключено.

В последние годы для сбора коралловых рыб ихтиологи стали применять особые ядовитые вещества, получаемые из некоторых видов тропических растений. Внесенные в воду, эти соединения вызывают паралич у большинства видов рыб, лишь некоторые подвижные рыбы успевают уйти из отравленного участка. Легководолазу остается собрать парализованных рыб, добыча которых какими-либо иными способами в зарослях кораллов невозможна. Этот метод способствовал значительному росту знаний о рыбах, обита-

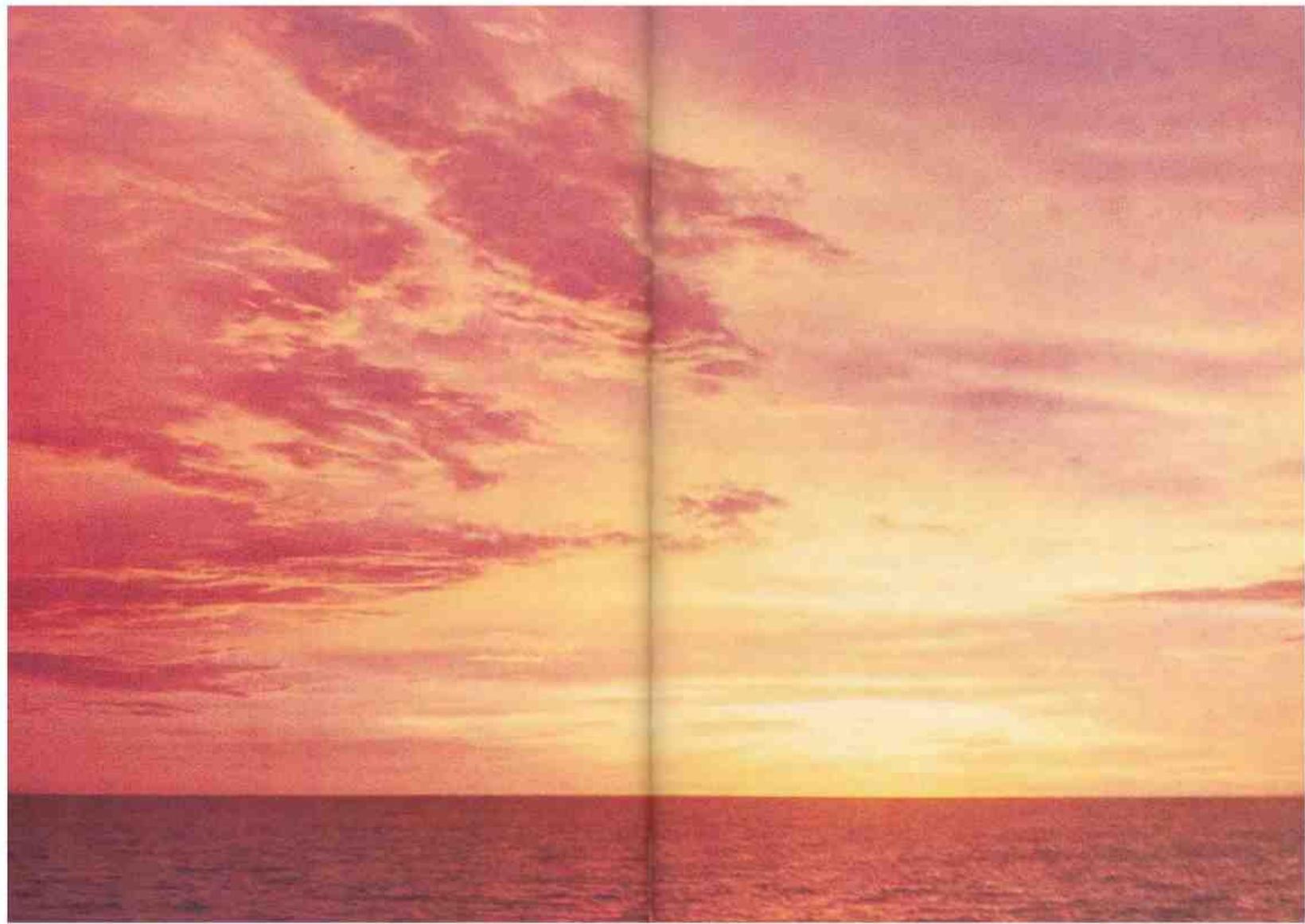
ющих на рифах. Использование подобных веществ для других целей, кроме научных сборов, запрещено законами почти всех стран, так как значительная часть рыбы, особенно личинки и молодь, погибает, и только некоторым из них удается оправиться от паралича через несколько часов.

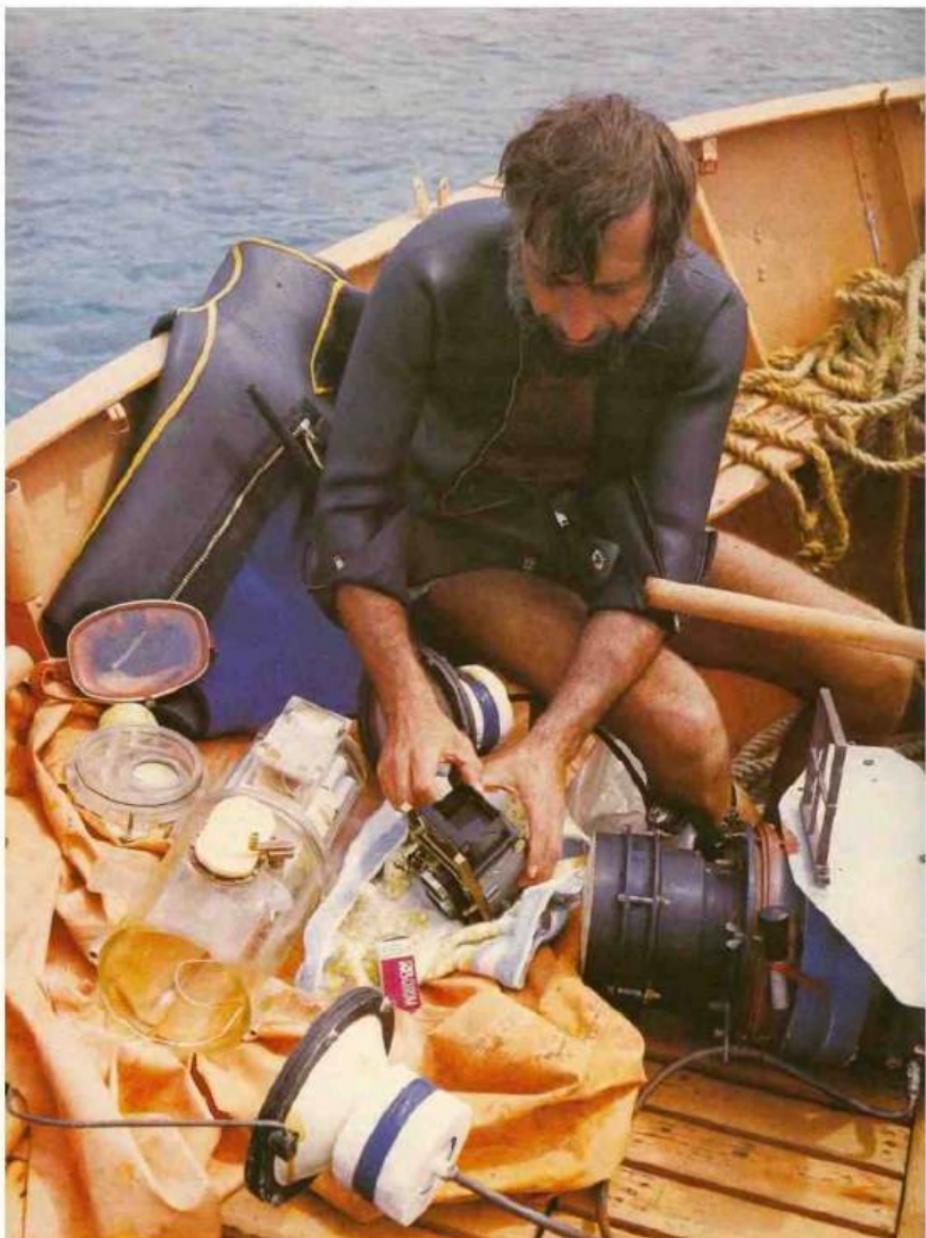
В методике морских исследований важное место занимает подводная фотография, особенно цветная. На коралловых рифах, где цветовая палитра богаче, чем в любом другом биоценозе, цветная фотография имеет особое значение.

При фотографировании под водой в построении изображения участвуют несколько последовательных элементов, влияющих на его качество, — вода, свет, иллюминатор, объектив, фотоматериал. Все они связаны между собой сложной зависимостью. Под водой освещенность изменяется количественно и качественно за счет поглощения и рассеивания света, а также благодаря избирательному действию толщи воды на свет, которая выступает в данном случае в качестве светофильтра. Вода изменяет спектральные характеристики светового луча: наиболее интенсивно поглощаются красные и оранжевые лучи, наименее — синие. Рассеянный свет, как и поглощенный, не участвует в образовании изображения, но, попадая через объектив на пленку, в ряде случаев настолько сильно засвечивает светочувствительный слой, что полностью исключает возможность получения удовлетворительного снимка. Светорассеяние усиливается также за счет образования конденсата на внутренней поверхности иллюминатора при погружении бокса с камерой в воду. Все это снижает контурную резкость изображения на пленке. Дальность видимости в чистой океанической воде на рифах составляет несколько десятков метров, однако дальность высококачественного фотографирования в четыре-пять раз меньше, что определяет необходимость съемки с минимального расстояния и использование короткофокусных объективов.

Обычный объектив в сочетании с плоским иллюминатором в воздушной среде сохраняет свои характеристики, однако при съемке под водой у него меняется масштаб изображения, угол зрения, aberrационные характеристики. Поле зрения объектива в воде сокращается примерно на 1/4, широкоугольные объективы с фокусным расстоянием 35 мм в воде работают как обычные. При этом удовлетворительное качество изображения может быть получено только в пределах половины поля изображения.

Для компенсации изменения габаритных характеристик объективов используют плоскопараллельный иллюминатор, склеенный из двух стекол таким образом, чтобы лучи света, проходя через него, не отклонялись. Можно также применить насадку, увеличивающую угол зрения объектива в воде. Однако различные приспособления, устанавливаемые между объективом и водой, полностью не





устраняют дефектов изображения. Зачастую требуется очень точная центровка осей иллюминатора и объектива, а в отдельных случаях необходимо производить перефокусировку объектива. Кроме того, использование широкоугольных объективов при поле зрения 90° снижает светосилу на краю кадра до 80 % от центральной; корректирование светосилы с помощью насадок превращает иллюминаторы в конструкцию не менее сложную, чем сам объектив. Наиболее целесообразно вместо применения сложных насадок — иллюминаторов к обычным объективам — использовать специальные объективы для съемки под водой. В таких объективах погрешности, вносимые плоским иллюминатором, компенсируются конструкцией самого объектива. Таковы «Гидроруссар» для камер типа ФЭД, работающих на 36-миллиметровой пленке, и «Салют-С», где используется роликовая пленка шириной 60 мм.

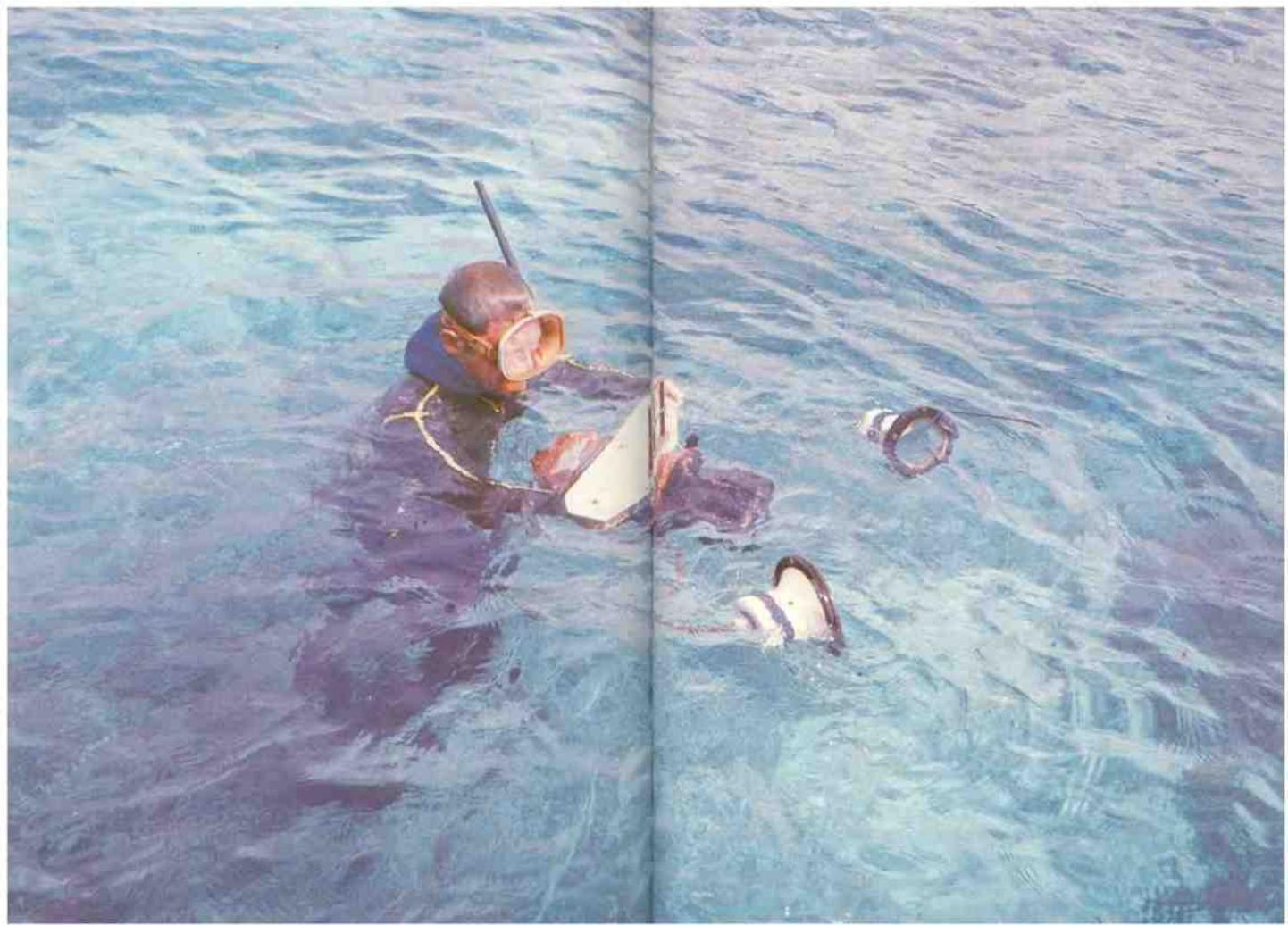
В настоящее время только один фотоаппарат «Нikon» (Япония) разработан для использования под водой без бокса. Поскольку все цветные плеяды, сенсибилизированные к дневному свету, под водой недостаточно чувствительны к красным лучам, необходимо применять искусственное освещение. Времена, когда энтузиасты подводной съемки скижали на поверхности воды килограммы магния для освещения подводных пейзажей, давно прошли. Электронные импульсные лампы позволяют произвести мощную вспышку света и получить хороший снимок практически на любой глубине. В качестве источника света целесообразно использовать две лампы-вспышки с питанием либо от сухих трехвольтных батарей, либо через преобразователь от серебряно-цинковых или кадмиево-никелевых аккумуляторов. Оптимальная суммарная энергия вспышек 250—300 дж. Рефлекторы ламп-вспышек выдвигаются вперед по сторонам от камеры, что позволяет осветить объект равномерно с обеих сторон. Коррекция влияния толщи воды, находящейся между камерой и объектом, производится путем установки на источники света красных фильтров кратностью 20—30 %. К сожалению, импульсные лампы, освещдающие лишь малую часть пространства, не дают ощущения перспективы, поскольку там, куда свет не попадает, получаются глубокие тени и провалы. Окружающая легководолаза сияющая нежно-голубая водная толща, в которой, как в дымке, виднеются животные и растения, выглядит при этом просто плоским темным фоном.

221. Подготовка фотоаппаратуры к работе.

The photo facilities being prepared to make shots.

222. Проверка камеры перед спуском.

Checking out the photo camera before diving. ▶



Особенность съемки в тропиках состоит в том, что днем на глубинах до 15 м уровень естественной освещенности достаточно высок. Солнечный свет целесообразно использовать для экспонирования общего фона, а вспышкой создавать световой поток, выявляя цвет и фактуру животных. В показания фотоэкспонометра необходимо вводить коррекцию, так как все экспонометры рассчитаны на работу в воздушной среде при белом свете, в воде же преобладает сине-зеленое коротковолновое освещение.

Анализ подводных фотографий производится либо с учетом расстояния от объектива до объекта съемки, либо по известной величине снимаемого животного. Поскольку размеры животных заранее неизвестны, расстояние до объекта съемки должно быть определено очень точно. Так, ошибка в определении дистанции на 10 % в ту или другую сторону приводит к разбросу данных в определении площади до 40 %.

Точность определения дистанции съемки и площади, попадающей в кадр, во многом зависит от конструкции видоискателя. Подводное фотографирование осложняется тем, что маска не позволяет приблизить глаз вплотную к визиру. Даже в тропиках для съемок на глубинах более 20 м освещенность настолько низка, что можно пользоваться только рамочным видоискателем. Точность визирования через него вполне приемлема, однако работа в этом случае утомительна для фотографа, поскольку в процессе наводки ему приходится быстро перефокусировать глаз, чтобы одновременно видеть резкое изображение снимаемого объекта и обеих рамок. Избавиться от этого неудобства можно, увеличив расстояние до первой, меньшей из рамок, но тогда при использовании широкоугольного объектива значительно возрастают размеры всего устройства. Параллакс, возникающий из-за несовпадения оптических осей визира и объектива, можно компенсировать приспособлением для изменения наклона оси видоискателя. Этот наклон должен быть тем больше, чем ближе расположен объект. В зеркальных камерах с визированием через объектив нет параллакса, но они имеют другой недостаток. При низкой освещенности изображение в видоискателе становится практически невидимым, поэтому такие камеры можно использовать только на небольших глубинах и в ясные солнечные дни. При этом необходимо применять объектив с прыгающей диафрагмой, а его светосила должна быть не меньше 1:4. Вместо зеркального визира на боксе можно укрепить обычный линзовый видоискатель, представляющий собой перевернутую галилеевскую трубку с увеличением 1/3—1/5.

При макросъемке глубина резкости уменьшается, так как объектив сильно выдвигается вперед и удаляется от плоскости пленки.

Пользоваться видоискателем в этом случае нецелесообразно, потому что очень трудно поместить объект в зону резкого изображения. Гораздо эффективнее применение специальных габаритных рамок. Их прикрепляют к корпусу фотоаппарата или бокса на определенном расстоянии. Упираясь таким приспособлением в объект, одновременно достигают двух целей: контур рамки ограничивает площадь кадра, а заданной длины упор обеспечивает резкость изображения.

Любой человек, впервые попав на коралловый риф, бывает оглушен его красотой и богатством. Понятно желание захватить с собой на память частицу этой красоты. Однако часто стремление к такому коллекционированию приводит к бессмысленному уничтожению большого количества животных. А ведь рифу, как уже говорилось, и без того грозит много других опасностей.

Удивительный коралловый биоценоз необходимо оградить от опасностей, а для этого прежде всего его надо тщательно изучить. Только так можем мы сохранить для наших потомков красочный мир кораллов.

РЕЗЮМЕ

Одна из наиболее характерных особенностей тропической зоны океана — это коралловые рифы, сообщество морских существ, основой которого служат удивительные организмы-рифообразователи, и прежде всего герматипные кораллы. В малопродуктивных тропических водах коралловые рифы по своей биологической значимости и продуктивности являются настоящими оазисами жизни. То, что долгое время даже ученые считали экзотикой, по сути своей оказалось настоящим лицом тропиков, и зону распространения кораллов-рифообразователей и связанных с ними живых организмов следует относить к таким привычным нам природным зонам, как тундра, тайга, лиственные леса, степь, саванна.

Живой коралловый риф с позиций биолога сочетает в себе черты геологической и биологической структур. В этом биогеологическом комплексе главное место принадлежит герматипным кораллам. По своему систематическому положению они относятся к типу *Coelenterata*, классу *Anthozoa* и преимущественно к отряду *Madreporaria* из подкласса *Nexacorallia*. Большинство мадрепоровых кораллов — животные колониальные, обладающие хорошо развитым скелетом. Форма колоний *Madreporaria* отличается большим разнообразием. По положению на субстрате они делятся на стелющиеся и вздымающиеся. Последние, в свою очередь, бывают массивными, пластинчатыми или разветвленными. Среди массивных колоний можно выделить шаровидные, комковатые и пористые, среди пластинчатых — листовидные и ячеистые, а разветвленные колонии могут быть древовидными и дисковидными. Большое разнообразие форм колоний мадрепоровых кораллов, их значительная внутренняя изменчивость долго пугали карты зоологов, не давая возможности точно оценить число видов. В настоящее время их насчитывают около 550 — раз в пять меньше, чем считалось совсем недавно. Помимо мадрепоровых кораллов, в строительстве рифов принимают участие и другие *Anthozoa*, имеющие скелет. К герматипным организмам нужно отнести и некоторые водоросли. Ограниченнное участие в строительстве рифов принимают простейшие, колчаковые черви, моллюски и иглокожие.

Распространение коралловых поселений в океане определяется рядом факторов внешней среды. Решающий из них — температура, понижение которой ниже 20,5 °С и повышение выше 30 °С делает невозможным размножение герматипных организмов. А в указанных температурных пределах возможность существования рифов зависит от определенности солености (не менее 30—31 %), осве-

щенности, насыщения воды кислородом, наличия твердого субстрата. При этом важны не только абсолютные значения отмеченных факторов, но и их стабильность, отсутствие резких колебаний. Так, отсутствие коралловых рифов у западных берегов Центральной Америки, Африки и Австралии обусловлено холодными течениями. А вот в западной части Тихого и Атлантического океанов коралловые рифы далеко проникают на север вместе с теплыми ветрами тропиков. Анализ видового состава мадрепоровых кораллов в разных районах Мирового океана позволяет выделить в тропических водах две зоogeографические области — Атлантическую и Индо-Пацифическую (причем в последней отмечается большее видовое разнообразие) и установить основные центры видеообразования. В Индо-Пацифической области таких центров два: один лежит между Филиппинами, Новой Гвинеей и Малаккой, другой в Красном море. В Атлантике центр один — Карибское море.

Со временем Ч. Дарвина принято различать три варианта коралловых построек: береговой риф, барьерный риф и атолл. На каждом рифе можно выделить отдельные участки — зоны, отличающиеся как по условиям обитания на них, так и по населению. Биоконструкционная часть включает в себя риф-рок с особенно интенсивно растущими участками — шпорами и прилежащий к ним район риф-флета. Аккумулятивная часть представлена зонами риф-флета, обращенными к берегу или центральной лагуне. За риф-флетом могут лежать береговой канал и песчаный пляж. Зональная структура конкретного рифа и соотношение зон в конечном итоге определяют его лицо.

Детальный анализ структуры рифов, законочертостей их роста и особенно результаты бурения на атоллах однозначно подтверждают справедливость дарвиновского положения о том, что формирование колышевых коралловых структур — атоллов связано с медленным опусканием морского дна.

Красочная картина кораллового рифа, ошеломляющая исследователя, который впервые наблюдает этот биоценоз, определяется не только разнообразием форм и расцветки самих рифообразующих организмов. На рифах обитают яркие, бросающиеся в глаза многочисленные коралловые рыбы (часто они нигде более не встречаются), ракообразные, моллюски, иглокожие, черви. Большинство из них, за исключением случайных поселенцев, в той или иной степени связаны с самими кораллами. Организмы (как животные, так и растительные), которые вступают с кораллами в непосредственный экологический контакт, называют кораллобионтами.

Одни из них по отношению к кораллам ведут себя как хищники, поедая колонию целиком, — например *Acanthaster planci*, но таких, к счастью, немного. Другие разрушают коралловые постройки подобно вредителям растений — это деструкторы. Если деструктор интересует мягкие ткани коралла, то это текстоворатор (таковы многие коралловые рыбы); если же деструктор разрушает только скелет, часто уже лишенный мягких тканей, что характерно для сверлящих двустворчатых моллюсков и иглокожих, то это калькаротеребратор. Большая часть кораллобионтов может быть отнесена к разряду симбионтов. Среди них есть мутуалисты, паразиты

и комменсалы. Мутуалистов немного; но к ним относятся жизненно необходимые кораллам симбиодиниумы (одноклеточные водоросли из динофлагеллят), от которых в значительной степени зависит благополучие и самих кораллов, и, следовательно, всего биоценоза. Паразитов тоже немного. Основная масса кораллобионтов принадлежит к комменсалам. Одни комменсалы получают у кораллов квартиру, добывая пищу независимо от хозяина; другие забираются на колонию и даже проникают в отдельные кораллиты, не повреждая, однако, при этом полипов; третий просто довольствуются близостью к кораллам, используя их в качестве убежища в критических ситуациях.

Состав, численность и биомасса кораллобионтов зависят прежде всего от формы колонии и ее структуры, вид коралла-хозяина имеет меньшее значение. Чем больше расчленена колония, чем больше на ней образуется различных убежищ, тем богаче и разнообразнее ее население. Велик и удельный вес кораллобионтов в общей биосфере рифа. На 1 м² полипника может находиться по весу втрое больше животных по сравнению с лишенными кораллов участками. Значительно выше и видовое разнообразие кораллобионтов.

Одна из главных причин изобилия жизни на рифе и высоких темпов пополнения органики кроется в том, что мягкие ткани мадрепоровых кораллов, а именно энгидерма, буквально переполнены одноклеточными водорослями — симбиодиниумами. Детальные исследования, проведенные с использованием радиоактивных изотопов, позволили проследить циркуляцию углерода, фосфора, азота в биоценозе и установить, что система коралл — симбиодиниумы представляет собой единое целое, компоненты которого не способны к самостоятельному существованию. Продукты обмена полипов усваиваются водорослями, которые, в свою очередь, снабжают коралл кислородом. Симбиодиниумы включены в процесс выделения кораллом скелета, темпы формирования которого при удалении водорослей снижаются в 10 раз. Более того, в системе коралл — водоросль существует циркуляция фосфора и азота, резко снижающая потребность поступления этих элементов из внешней среды. Герматипные кораллы работают как аккумулятор биогенных элементов, обеспечивающий благополучие всего биоценоза. Потери органики с живого активного рифа минимальны, и он может считаться замкнутой экологической системой.

Коралловый риф как живая система проходит стадии возникновения, развития, расцвета, угасания и гибели. Удачное стечание обстоятельств позволило одиому из авторов проследить развитие рифа и смену основных рифообразующих форм в течение нескольких лет у побережья Маданга (Новая Гвинея), где риф был полностью разрушен землетрясением. Через восемь с половиной месяцев после катастрофы на месте разрушенного рифа, кроме остатков погибших колоний, можно было видеть царство водорослей, которые, бурно развиваясь, безоговорочно занимали первое место. На втором месте были губки, которые постепенно начинали теснить водоросли. Третье место принадлежало мягким кораллам альционариям, и только на четвертом месте находились живые герматип-

ные кораллы, представленные небольшими редкими колониями 2—7 см в диаметре. Небогатым оказался и набор других животных обитателей рифа, среди которых преобладали растительноядные формы и санитары. Моллюски и иглокожие, постепенно поселяясь водоросли, открыли дорогу губкам, которых в дальнейшем вытеснили мягкие восьмилучевые кораллы.

Второе посещение рифа через четыре с половиной года показало, что известковые водоросли, прочно скрепленные обломками, создали хорошую основу для развития герматипных кораллов, вышедших на второе место вслед за мягкими восьмилучевыми. Среди них преобладали массивные дисковидные и толстоветвистые колонии размером до 50 см. Санитары и растительноядные формы с рифа исчезли.

Материалы последнего посещения рифа в Маданге через шесть лет после землетрясения свидетельствовали о том, что формирование молодого кораллового рифа закончилось. Герматипные кораллы вышли на первое место, и их колонии, сомкнувшись, покрыли все старое основание. Точность описанной последовательности смены форм на развивающемся коралловом рифе подтверждается материалами, имеющимися в литературе.

Достигший расцвета риф живет долго. Его гибель бывает связана с различными природными факторами, приобретающими катастрофический характер. Это может быть землетрясение, как в Маданге, тропический ураган, извержение вулкана и даже очень сильный дождь во время отлива. Реже причина кроется в биологических факторах — красные приливы в Атлантике или массовое размножение лищевых звезд в Тихом океане.

К сожалению, в последнее время все отчетливее начинает просматриваться отрицательное влияние на рифовые биоценозы хозяйственной деятельности человека. Поэтому необходимо сделать все возможное для того, чтобы оградить коралловые рифы от печальной участи многих других сообществ, необдуманно погубленных человеком.

А. А. Стрелков,
канд. биол. наук

SUMMARY

One of the most prominent features of the tropical oceans are coral reefs—the marine beings' community which have as its core the marvellous reef-building organisms, mainly the hermatypic corals. In terms of their biological significance and productivity, the coral reefs do present the life oases in tropical waters with very low content of inorganic nutrients. What has long been considered by scientists an exotic character is, in fact, the right side of tropics, and the zone where reef-building corals and associated organisms occur should be perceived just as like as other well-known landscapes, such as tundra, boreal coniferous forest, deciduous forest, steppe or savannah.

From the biologist's point of view, the living coral reef combines in itself some features of geological and biological nature. In this biological association the main role is that of hermatypic corals. By their taxonomic position, the hermatypic corals appertain to the type *Coelenterata*, class *Anthozoa* and, mainly, to the order *Madreporaria* from the subclass *Hexacorallia*. Most hermatypic species are colonial animals with well developed skeleton. As regards their lying on the substratum, there are prostrate and protruding corals. Then the latter may be massive, lamellar and ramified varieties. The massive colonies vary into ball-shaped, lumped and porous ones; the lamellars into leaf-shaped and cellular ones; and the ramified colonies into tree-like and disk-shaped. The wide variability in colonial forms of madrepores and their appreciable intraspecific variation were confusing zoologists for a long time, not allowing them to count up the species number with a confidence. To date, the estimate is about 500 species, that is five times less than was thought just recently. In addition to madrepores, other *Anthozoa* with skeleton are involved in building up the reefs. Some algae should also be classified as hermatypic organisms. In a degree, the *Protozoa*, *Annelida*, *Mollusca*, and *Echinodermata* contribute to erecting the reefs.

Distribution of coral settlements throughout the oceans is affected by a number of environmental factors. A decisive one is temperature, which, if below 20.5 °C or above 30 °C, makes reproduction of hermatypic corals impossible. Furthermore, in the above thermal range the existence of reefs is dependent upon salinity (not less than 30—31 %), light, dissolved oxygen, and hard substratum. Of importance are still not only absolute values of these factors, but their stability. For example, cold currents off the western coasts of Central America, Africa, and Australia preclude the occurrence of coral reefs there. Meanwhile, in West Pacific and West Atlantic coral reefs pervade with warm waters far to north. Analysis of the species composition of madrepores from different re-

gions of the World Ocean reveals two zoogeographical areas in tropical waters — the Atlantic and the Indo-Pacific regions (the latter is characterized by more diverse species composition), and allows one to identify principal centres of the species formation. In the Indo-Pacific region, there are two centres: one is between the Philippines, New Guinea and the Moluccas and another in the Red Sea. The Caribbean Sea is the only centre in the Atlantic.

Since the Charles Darwin's time, three types of coral buildups are commonly distinguished: fringing reef, barrier reef, and atoll. Within each type of reef one can discern self-contained plots — zones differing in their population and living conditions. There is a bio-structural part comprising the reef-rock with spurs of vigorous growth and the reef-flat adjoining to the reef-rock. The accumulative part is represented by the reef-flat zones facing the coast or the central lagoon. Behind the reef-flat there may be a coastal channel or a sand beach. Eventually, the zonal structure and the conformation of the zones of a coral reef are two features that determine its appearance.

The detailed analysis of the structure of reefs and regularities of their growth, and especially the findings of drill on atolls have unambiguously proved the Darwin's assertion that circular reef structures, the atolls, are due to slow subsidence of the sea floor.

The coral reef picturesque scene that thrills the researcher dealing with this biocenosis for the first time is created not only by the diversified shapes and colours of reef builders themselves. Across the reefs there live many gaudy, eye-striking coral fishes (generally not met elsewhere), crustaceans, molluscs, echinoderms, and worms. Nearly all the animals, except random visitors, are associated with corals themselves. The organisms, both animals and plants, which have a direct ecological contact with corals are referred to as coral bionts.

Some coral bionts behave to corals as predators, and eat up the colony totally, as *Acanthaster planci* does, but fortunately they are not numerous. Others destroy the coral buildup like the pests feeding on crop plants; they are destructors. A destructor feeding only on soft tissues of corals is referred to as textovorator (such are many coral fishes). Feeders on only coral skeleton, already deprived of soft tissue, such as boring bivalves and echinoderms, are named calcaroterebrators. A large percentage of coral bionts may be classified as symbionts. There are mutualists, parasites, and commensals among them. Mutualists are not numerous; yet they include vitally indispensable for corals symbiodiniums, the single-cell algae from Dinoflagellates, which control, in a large degree, the wealth of corals and, hence, of the entire biocenosis. Parasites are also not numerous. In fact, most coral bionts are commensals. Some commensals find a living space inside corals and feed themselves independently of the host coral. Others creep up over the colony and even penetrate into corallites, however, not destroying the polyps. Still other commensals content themselves with neighbourhood to the corals and use them as a shelter in critical situations.

Species composition, numbers, and biomass of coral bionts depend first upon the form and structure of the colony, while the kind of host coral is of minor significance. The more dissected the colony, the more numerous the shelters inside it and the more rich and diverse its popula-

tion. Also large is the parcial weight of coral bionts in the total realm of a reef. The weight of animals per 1 m² of polyp biostrome is three times greater than that on plots without corals. Much greater is also the quantity of coral biont species.

One of the principal reasons for the life richness on reefs and the high rate of organic supply is that soft tissues of madrepores, namely endodermis, are virtually overcrowded with single-cell symbiodiniums. Detailed examination using radioactive isotopes has allowed to trace the carbon, phosphorous, and nitrogen cycles within the biocenosis, and to reveal the fact that the coralsymbiodinium system is an individual entity, its components not being capable of independent existence. Metabolic products of polyps are assimilated by algae, which, in turn, supply the corals with oxygen. Symbiodiniums are involved in the process of skeleton secretion by corals, the rate of the process being reduced ten times if algae removed. Furthermore, in the coral-symbiodinium system there are acting phosphorous and nitrogen cycles decreasing the demand on these elements from the outer environment. The hermatypic corals works as a nutrient salt pump ensuring the wealth of the biocenosis as a whole. Organic losses from the living reef are minimal, so the reef may be considered a closed ecological system.

The coral reef as a living system has the following stages of development: germination, expansion, flourish, decay, and demolition. By chance, one of the authors was lucky to observe the reef development and the change of major reef builders during a number of years off the Madang, New Guinea, where a reef was completely destroyed by an earthquake. Some eight and a half months past the earthquake, over the remnants of the killed colonies he could see an algal kingdom where plants were growing with vigour and had, undoubtedly, a leading role. The sponges ranked second and were going to replace the algae. Rank third was for the soft coral *Alcyonaria*, and only the forth were the living hermatypic corals, presented by small and sparse colonies of 2–7 cm in diameter. Also not long was the list of other animal species settling the reef, with domination of plant-eating forms and scavengers. Steadily eating the algae away, molluscs and echinoderms were clearing the life space for sponges followed by soft octactinal corals.

During the second visit four and a half years later the algae were observed to have had cemented the coral debris to produce a hard base for development of hermatypic corals, this time ranked second after the soft octactinal corals. Of the former, most abundant were both massive disk-shaped and thick-branched colonies of 50 cm in size. Scavengers and plant-eating forms have left the reef.

According to the findings of the last visit for the Madang, six years past the earthquake, the development of the new coral reef was over: the hermatypic corals ranked first, and their colonies expanded in a closed canopy over the whole previous base. The accuracy of the above sequential change of forms in the developing coral reef is confirmed by the accounts available in literature.

After coming up the flourish, the reef lives long. Its demolition is usually caused by some natural events of catastrophic character. This may be an earthquake, as in Madang, a tropical storm, a volcanic eruption, or even a heavy rain during the low tide. Occasionally, the reason

lies in biological factors, such as the red tides in the Atlantic or the invasion of predatory starfish in the Pacific.

Unfortunately, in recent years more and more obvious is becoming the negative effect of man's economic activity upon the reef biocenoses. Therefore, all the best should be made to protect coral reefs against the dismal end of many other communities rashly destroyed by man.

A. A. Strelkov,
Ph.D. of Biological Sciences

**Н 34 Наумов Д. В., Прови М. В., Рыбаков С. Н.
Мир кораллов.** — Л.: Гидрометеоиздат, 1984, 360 стр., с илл.

Авторы — д-р биол. наук Д. В. Наумов, канд. биол. наук М. В. Пропп, инженер С. И. Рыбаков — рассматривают в книге все стороны жизни коралловых рифов, показывают их роль в биологическом балансе океана, значение кораллового рифа для человека. Множество цветных иллюстраций помогут читателю представить необыкновенное богатство и разнообразие форм коралловых рифов, их прекрасность и красоту. Для широкого круга читателей.

Донат Владиславович Наумов,
Михаил Владиславович Пропп,
Сергей Николаевич Рыбаков

МИР КОРАЛЛОВ

Редактор А. А. Лущин. Художественный редактор Б. А. Денисовский.
Технический редактор Т. В. Павлова.

Корректор Т. В. Алексеева.

НБ № 1141

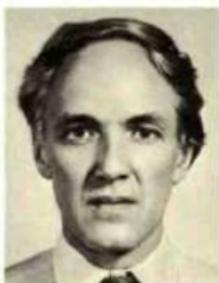
Сдано в набор и подписано в печать 15.11.84. Формат 70x108 1/16. Бумага мелованная. Гарнитура Таймс. Печать фото- offset. Усл.-печ. л. 29,25. Усл. кр.-отт. 119,11. Уч.-изд. л. 32,94. Тираж 100 000 экз. Издатель ГД-81. Знак № 005528. Цена 7 р. 70 к. Гидрометеоиздат. 194053. Ленинград, 2-я линия, 23. Снобода. Преп. ЧССР.

Д. В. Наумов (1921—1984)
— зоолог, имя которого
хорошо известно и в на-
шей стране, и за рубежом.
— посвятил жизнь иссле-



дованию кишечноболотных животных. Диапазон его работ необычайно широк. В 50-х гг. на острове Хайнань он при-
ступил к изучению коралловых построек, начав разработку их типологии.
В 60-х гг. работал на береговых рифах у острова Крусадай, а в 70-х обсле-
довал многие атоллы
Океании. И всюду он про-
водил наблюдения за ко-
ралловитами. Собранные им коллекции послу-
шили основой экспозиции «Коралловый риф» в Зо-
ологическом музее АН
ССР, которым он завед-
дал более двадцати лет.
В его научном багаже
свыше 100 печатных тру-
дов, в том числе две мо-
нографии и ряд научно-
популярных книг.

С. Н. Рыбаков (род. 1936 г.),
инженер-строитель, не
расставаясь со своим
основным делом, ре-
гулярно работает в ги-
дробиологических экспе-
дициях. В совершенстве
владеет техникой подвод-
ных работ с применением
акваланга. Создал ориги-
нальные конструкции аппа-
ратуры для фотографи-



рования под водой. При-
нимал участие в гидро-
биологических экспеди-
циях в Арктику и Антар-
ктику, работал на корал-
ловых рифах Океании.
Этим экспедициям и по-
священы его книги «С фо-
тотелевизором под водой
и льдами», «Среди льдов
и кораллов», «Под водой
в Антарктике», фотоаль-
бом «Живая Антаркти-
ка».

М. В. Просин (род. 1938 г.),
доктор биологических на-
ук, занимается подводны-
ми гидробиологическими
исследованиями. В совер-
шенстве владеет техни-
кой работ с применением
акваланга. В 1965—1966 гг.
блестяще провел подвод-
ные исследования в ра-
йоне станций Мирный
и Молодежная, давшие
исключительные интерес-
ные материалы. Об этой
экспедиции им написана
книга «С аквалангом
в Антарктике». В настоя-
щее время работает в Ин-
ституте биологии моря
ДВНЦ АН ССР во Влад-



дивостоке. Участник дли-
тельной экспедиции на
судне «Калисто» по ко-
ралловым островам
Тихого океана.

