

УДК 551.465

СОДЕРЖАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА, АЗОТА И ФОСФОРА У ГЛУБОКОВОДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ КОРАЛЛИНОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ

© 2019 г. И. И. Чербаджи*, Л. Н. Пропп

*Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН им. А.В. Жирмунского, Владивосток, Россия***e-mail: icherbadgy@mail.ru*

Поступила в редакцию 19.07.2017 г.

После доработки 08.11.2018 г.

Принята к публикации 05.02.2019 г.

Влияние глубины обитания на содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$), органических и минеральных форм азота (N) и фосфора (P) в биоценозе кораллиновых водорослей проводили в Южно-Китайском море на глубинах от 5 до 150 м в весенний период. Показано, что с увеличением глубины до 150 м содержание $C_{\text{орг}}$ в тканях уменьшилось с 72 до 42 г/м². Содержание N с глубиной также понижалось, но в меньшей степени — с 15 до 10 г/м², а P — линейно возрастало с 0.75 до 4.29 г/м². При этом атомное соотношение C/N/P в биоценозе на глубинах 5–10 м имеет близкие значения и составляет в среднем 187:31:1, что сопоставимо со средними значениями, полученными для массовых видов рифостроящих кораллов. В отличие от органического углерода и азота содержание фосфора в биоценозе водорослей с глубиной увеличивалось более чем в 5 раз. При этом соотношение C/N/P составляет 24:5:1 на глубине 150 м. Такое увеличение доли фосфора в биоценозе с глубиной при одновременном падении запаса $C_{\text{орг}}$ и, в меньшей степени, азота можно объяснить высвобождением фосфора при деструкции органического вещества биоценоза родолитов с образованием нерастворимых фосфатов кальция.

Ключевые слова: органический углерод, азот, фосфор, глубоководные биоценозы, Южно-Китайское море

DOI: 10.31857/S0030-1574594569-578

ВВЕДЕНИЕ

За последние 50 лет произошла стремительная деградация экосистемы коралловых рифов, которую связывают как с глобальным потеплением, так и антропогенными факторами [30, 31, 41, 42]. Так, Большой Барьерный риф за последние 27 лет потерял 25–50% своего кораллового покрытия [25]. При этом покрытие дна кораллиновыми водорослями увеличилось на 30.7% [24]. На коралловых рифах прибрежной зоны Вьетнама за этот период площадь покрытия дна кораллами сократилась на 20–30% [4, 46].

Кораллиновые водоросли (Corallinaceae, Rhodophyta) распространены по всему Мировому океану — от высоких арктических широт до тропиков и от приливной зоны [47] до рекордных для прикрепленных водорослей глубин [12, 27, 39]. Они считаются основными компонентами тропического рифа как по массе, так и по значению в создании определенной конструкции рифа [9, 33]. На рифах, где живые кораллы малочис-

ленны, водоросли и особенно известковые занимают доминирующее положение в донных биотопах и играют ведущую роль в продукции органического вещества и карбонатного материала [9, 28]. Не случайно такие рифы называют водорослевыми [38]. Цементирующий карбонат кальция, продуцируемый кораллиновыми водорослями, скрепляет известковые скелеты мертвых кораллов и других животных вместе с терригенными осадками, в результате чего образуется риф [24, 38]. Корковые кораллиновые и нитчатые водоросли образуют на поверхности отдельных обломков отмерших кораллов плотные чехлы толщиной 3–5 мм, в которых объединены автотрофные и гетеротрофные организмы, представляющие собой своеобразные микробиоценозы [9]. Они в последнее время обратили на себя повышенное внимание исследователей в связи с глобальным изменением окружающей среды, особенно подкислением океана и повышением температуры воды [14, 31, 41, 49].

Особый интерес вызывают родолитовые скопления (rhodolith beds), состоящие из карбоната кальция и сформированные преимущественно (>50%) красными корковыми кораллиновыми водорослями. Эти свободноживущие структуры имеют сферические формы, которые, как полагают, обусловлены гидродинамическими условиями обитания [28]. В нашей и мировой литературе для обозначения таких конкреций ранее использовались термины «перифитон», «обращение» [6, 9, 12, 28].

Родолиты обеспечивают стабильную трехмерную среду обитания, служат питомниками и убежищами для многочисленных беспозвоночных и являются одним из источников питания рыб [34]. Ископаемые отложения родолитов (maerl) используются как геологические маркеры. В процессе роста они оставляют годовые кольца, что позволяет получить палеоклиматические показатели, касающиеся изменения климата [42].

Изучение глубоководных родолитовых образований, сформированных кораллиновыми водорослями, скопления которых встречаются от литорали до рекордной глубины обитания бентосных водорослей [12, 27, 39, 40, 51], представляет исключительный интерес с точки зрения их адаптации к таким условиям среды. Наши ранние исследования фотосинтетических показателей сообщества родолитов на банке Маклсфилд (Южно-Китайское море) на глубинах до 240 м показали, что наблюдаемый квантовый выход (Фн) для водорослей, отобранных с глубины

70–90 м, приближался к максимальному уровню [12]. На глубинах 220–240 м значения Фн, полученные нами, а также рассчитанные на основании идентичных данных [39], были значительно выше теоретически возможных, которые пока невозможно объяснить исходя из современных представлений о механизме фотосинтеза.

Однако, в настоящее время мало известно о составе основных биогенных элементов, таких как органический углерод ($C_{орг}$), азот (N) и фосфор (P) биоценоза глубоководных кораллиновых водорослей. Они представляют особый интерес, так как происходят на фоне очень сильного воздействия таких факторов среды, как свет и глубина обитания. Содержание $C_{орг}$ может служить в качестве эквивалента живой ткани в биоценозе родолитов. На основе сведений об элементном составе органического вещества можно также рассчитать соотношения концентраций его основных элементов в тканях (C/N, C/P, N/P), получив таким образом косвенную характеристику его качественного состава. По соотношению N/P в тканях водорослей судят о возможном лимитировании их скорости роста и о питательной ценности [36, 53].

Цель работы — определить влияние глубины обитания на содержание в биоценозе родолитов органических соединений углерода ($C_{орг}$), азота (N) и фосфора (P), что позволит выяснить их роль в продуцировании органического вещества и некоторые механизмы адаптации сообщества при экстремально низком уровне ФАР. Сведения такого рода являются необходимой базой для дальнейших исследований. Кроме того, они имеют самостоятельное значение, позволяя сопоставить количество органического вещества в сообществе родолитов с известным количеством органического вещества, находящегося в других сообществах гидробионтов. Это дает возможность в общей форме оценить место, занимаемое биоценозом родолитов в экосистеме коралловых рифов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район работ. Сбор материала для исследования качественного состава и количественного содержания $C_{орг}$, N и P в биоценозе родолитов в зависимости от глубины обитания проводили в Южно-Китайском море с борта НИС «Академик Опарин» с 20 по 29 мая 2007 г. на 4 станциях (рис. 1).



Рис. 1. Расположение станций отбора проб в Южно-Китайском море.

Ст. 1. Остров Батълонгви расположен в Тонкийском заливе в 65 милях от устья р. Красная. Неприкрепленные обломки мертвых кораллов, обросших преимущественно кораллиновыми водорослями (>50%), отбирали с глубины 5 м водолазным методом у северо-восточной части острова; координаты 20°08'4 с. ш. и 107°44'8 в. д. Степень покрытия дна рифообразующими кораллами составляла 20–25%. Остальная часть дна покрыта обломками кораллов, обросших кораллиновыми водорослями и коралловым песком (25%).

Ст. 2. Остров Ре расположен в 15 милях от побережья Центрального Вьетнама. Пробы отбирали с глубины 10 м водолазным методом у северо-западной части о-ва; координаты 15°24' с. ш. и 109°08' в. д. Степень покрытия дна кораллами редко превышала 10–15%. Наиболее плотные поселения родолитовых водорослей с покрытием дна до 100% отмечены на скальном субстрате и обломках мертвых кораллов.

Ст. 3. Банка Вангард находится на 7°32' с. ш. и 109°45' в. д. Банка представляет собой подводный атолл глубиной 18 м, протянувшийся с запада на восток на 16 миль в длину и 3 мили в ширину. Пробы родолитов, имеющих сферические формы, отбирали драгой на юго-западном склоне банки с глубины 90 м; координаты 7°24'2 с. ш. и 109°33'8 в. д.

Ст. 4. Риф Ладд расположен в 15 милях от о. Спратли, его координаты 8°39' с. ш. и 111°40' в. д. Это овальный риф длиной 3 мили и шириной 1 миля. В отлив выступают валуны, которые окаймляют лагуну. Пробы родолитов отбирали драгой на северо-западной части рифа с глубины 150 м; координаты 8°40'8 с. ш. и 111°42'7 в. д.

Пробы воды для анализа гидрохимических показателей вод на мелководных станциях (стан-

ции 1 и 2) отбирали батометрами из придонного слоя в месте обитания водорослей; на глубоководных — с глубины 15 м (табл. 1). После отбора проб воды из батометров в калиброванные склянки и последующей фиксации для определения растворенного кислорода (O₂) воду фильтровали через стекловолоконистые фильтры Whatman GF/F. В фильтрате определяли аммоний и ортофосфат; оптические плотности измеряли на Shimadzu UV-2101 PC. Для определения гидрохимических параметров использовали общепринятые в мировой практике методы с некоторыми модификациями, изложенными ниже.

Биогенные элементы. Концентрацию O₂ в воде определяли объемным модифицированным методом Винклера [7].

Фосфаты (P-PO₄) определяли по Морфи-Райли с некоторыми модификациями [7, 43]. Используется реакция солей ортофосфорной кислоты с молибденом и сурьмой в кислой среде с образованием синего комплекса, который затем восстанавливается аскорбиновой кислотой.

Аммоний (N-NH₄) определяли методом Седжи-Солорзано, основанном на определении индофенольного красителя, образующегося из фенола, аммиака и гипохлорита в щелочной среде. Добавление нитропрусида как катализатора значительно увеличивает чувствительность реакции [7, 50].

Оптические плотности полученных растворов измеряли на спектрофотометре Shimadzu UV-2101 PC.

Для определения содержания C_{орг}, N и P отбирали с каждой станции по 4–8 проб родолитов, делили на две части: одну часть высушивали при температуре 105°C до постоянной массы и использовали для анализа на содержание C_{орг}, N и P. Вторую часть, которую использовали для

Таблица 1. Концентрации кислорода, ортофосфата и аммония в воде (средние значения ± SD)

Район работ	Координаты	O ₂ , мг/л	PO ₄ , мкМ	NH ₄ , мкМ
о. Батълонгви	20°08'4 с.ш. 107°44'8 в.д.	6.54±0.02	0.07±0.02	0.38±0.00
о. Ре	15°24'0 с.ш. 109°08'0 в.д.	6.32±0,11	0.05±0.01	0.27±0.08
Риф Вангард	7°24'2 с.ш. 109°33'8 в.д.	6.49±0.08	0.07±0.01	0.44±0.11
Риф Ладд	08°40'8 с.ш. 111°42'7 в.д.	6.29±0.01	0.07±0.01	0.10±0.04

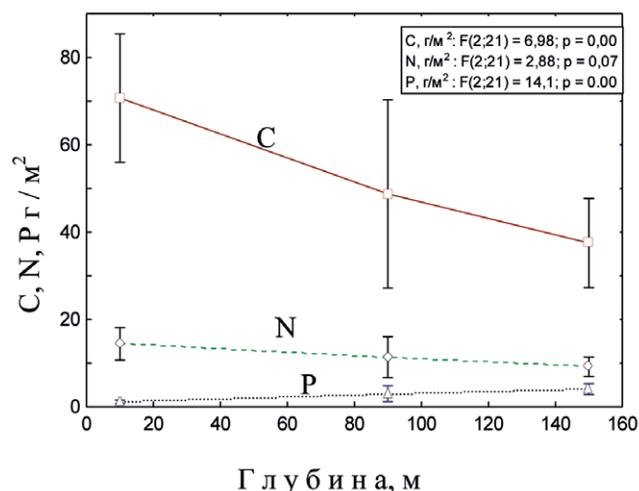


Рис. 2. Влияние глубины обитания на содержание органического углерода (C), органических и минеральных форм азота (N) и фосфора (P) в биоценозе кораллиновых водорослей.

определения качественного состава и количественного содержания фотосинтетических пигментов, помещали в холодильник и хранили при -60°C .

Для анализа содержания $C_{\text{орг}}$, N, P в родолитах откалывали 2–4 cm^2 субстрата (2–4 г сухой массы), размельчали и перемешивали. Для определения содержания $C_{\text{орг}}$ отбирали навеску по 100 мг с каждого образца, а для совместного определения минерального и органического N и P — по 500 мг. Содержание этих элементов в родолитовых конкрециях рассчитывали как в единицах площади их проекции, так и массы.

При определении $C_{\text{орг}}$ использовали косвенный метод через окисление органического вещества горячим раствором хромовой кислоты. Окисляемость определяли по разности в титровании восстановителем контрольной пробы и пробы после нагревания [52]. Содержание $C_{\text{орг}}$ рассчитывалось по окисляемости при атомном отношении C:O = 2.

Определение N и P в биоценозе родолитов основано на разложении серной и хлорной кислотами органических соединений до минеральных [5] с последующим определением аммония и фосфата в растворе вышеописанными методами.

Статистический анализ. Проверку значимости влияния глубины обитания на содержание в тканях родолитов $C_{\text{орг}}$, N и P и их атомных соотношений проводили по критерию Фишера (F-test) и оценивали однофакторным дисперсионным анализом p (ANOVA) на уровне значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации ортофосфата (0.05–0.07 μM) мало различались на рифах, расположенных в разных по продуктивности водах (табл. 1). Содержание аммония варьировало в пределах 0.1–0.44 μM в зависимости от расположения станции.

Содержание $C_{\text{орг}}$, N и P в биоценозе родолитов зависело от глубины обитания (рис. 2). С увеличением глубины содержание $C_{\text{орг}}$ в биоценозе уменьшилось с 72 до 42 $\text{g } C_{\text{орг}}/\text{m}^2$ (ANOVA $F = 6.98$, $p < 0.00$). Содержание азота с глубиной также понижалось в среднем с 15 до 10 $\text{g N}/\text{m}^2$, но статистически незначимо (ANOVA $F = 3.34$; $p = 0.07$). Содержание фосфора с увеличением глубины линейно возрастало с 0.75 до 4.29 $\text{g P}/\text{m}^2$ (ANOVA $F = 14.1$; $p < 0.00$).

Сравнение доли $C_{\text{орг}}$, N и P в биоценозе родолитов показывает, что для всех глубин общим является значительное содержание неорганических скелетных тканей, состоящих в основном из углекислого кальция (табл. 2). Содержание $C_{\text{орг}}$ в зависимости от глубины находится в пределах 0.5–1% сухой массы родолита. По этому показателю оно сравнимо с мелководным перифитомом атолла Фунафути, где содержание $C_{\text{орг}}$ составляет 1.1% [9], и банки Фантом 0.55%. Коралловые осадки содержат около 1% органи-

Таблица 2. Процентное содержание (среднее \pm SD) $C_{\text{орг}}$, N и P в сухой массе родолитовой конкреции

Район работ	Глубина, м	C, %	N, %	P, %
о. Батълонгви	5	1.01 \pm 0.4	0.12 \pm 0.03	0.013 \pm 0.004
о. Ре	10	0.85 \pm 0.23	0.17 \pm 0.04	0.014 \pm 0.005
Риф Вангард	90	0.74 \pm 0.40	0.17 \pm 0.04	0.043 \pm 0.01
Риф Ладд	150	0.50 \pm 0.14	0.13 \pm 0.04	0.054 \pm 0.009

Таблица 3. Атомное отношение $C_{орг}$, N и P в биоценозе родолитов (среднее \pm SD)

Район работ	Глубина, м	C:P	C:N	N:P	C:N:P
о. Батылонгви	5	187.6 \pm 72.0	6.5 \pm 2.5	28.9 \pm 3.5	187:29:1
о. Ре	10	187.9 \pm 70.9	6.2 \pm 2.3	32.9 \pm 14.1	188:33:1
Риф Вангард	90	47.7 \pm 28.1	5.0 \pm 1.8	9.2 \pm 2.7	48:9:1
Риф Ладд	150	24.1 \pm 6.0	4.7 \pm 0.8	5.3 \pm 1.5	24:5:1

ческого вещества, что лишь в 1.2–2 раза меньше, чем в живых исходных формах [6].

Атомное соотношение органического углерода, азота и фосфора в биоценозе представлено в табл. 3. Так, если коэффициент соотношения C/P на глубинах 5–10 м составляет в среднем около 187, то с увеличением глубины до 150 м он падает до 24.1.

Соотношения C/P и N/P с увеличением глубины существенно уменьшаются (ANOVA; $p < 0.00$), а уменьшение C/N статистически незначимо (ANOVA; $p = 0.22$) (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные рифы находятся в периферической части Южно-Китайского моря, мелководные воды которого эвтрофированы и сильно заилены из-за большого количества терригенного материала, приносимого стоком рек. Интенсивное развитие промышленности, сельского хозяйства и марикультуры в последние годы привело к росту седиментационных потоков и эвтрофикации прибрежной зоны [45]. Концентрация биогенных элементов в водах, омывающих исследованные нами рифы, была выше (табл. 1), чем в окружающих поверхностных водах открытого океана [21], что характерно для лагун барьерных рифов. Более половины имеющегося в водах рифа минерального азота было представлено аммонием [11], тогда как в тропических водах открытого океана аммоний обычно присутствует в незначительных количествах.

Относительно высокие концентрации биогенных элементов наблюдались нами в прибрежной зоне Южного Вьетнама в зимний период [11]. Концентрация аммония и ортофосфата составляла в среднем 0.59 мкМ NH_4 и 0.2 мкМ PO_4 соответственно. С удалением от берега от 5 до 300 м и увеличением глубины концентрация этих элементов уменьшалась на 20–30%. Это свидетельствует, что источником азота и фосфо-

ра являются береговые стоки, а также возможен вклад потока биогенных элементов из донных осадков. Эти значения соответствовали значениям концентрации биогенных элементов барьерных рифов, подверженных антропогенному воздействию [9].

Как следствие антропогенного воздействия происходит сокращение площади покрытия субстрата кораллами до 20–30% и увеличение площади покрытия дна обломками мертвых кораллов, обросших кораллиновыми водорослями и макрофитами в этом районе [4, 46]. Уменьшение кораллового покрытия в пользу талломных и известковых кораллиновых водорослей за последние годы может быть следствием усиления эвтрофикации за счет сточных вод населенных пунктов, а также подкислением океана в результате повышения уровня CO_2 [31]. Необходимо отметить, что за последние годы, не только в тропических, но и в умеренных водах наблюдается увеличение биомассы и проективного покрытия кораллиновых водорослей — характерная особенность умеренно-загрязненных вод [26]. Так, в эвтрофной акватории Амурского залива

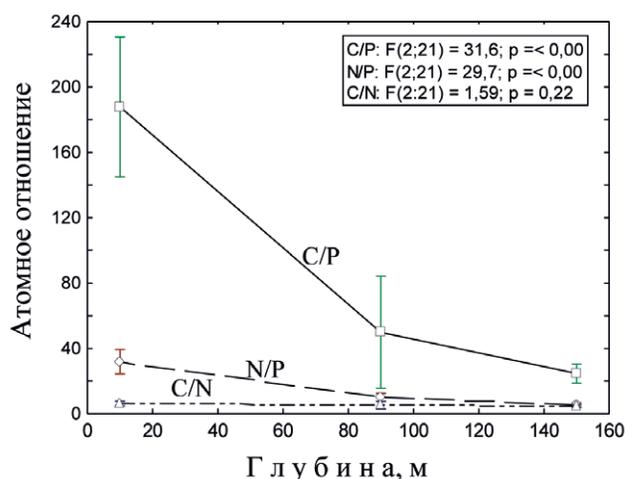


Рис. 3. Влияние глубины обитания на атомное соотношение элементов (C/P; N/P и C/N) в биоценозе кораллиновых водорослей.

(Японское море) биомасса кораллиновых водорослей достигала 18% от биомассы сообщества, значительно больше, чем в мезотрофной акватории Уссурийского залива [8]. Однако отмечены случаи, когда относительно высокие концентрации фосфата (>1 мкМ), найденные в эвтрофированных районах умеренных вод, оказывают негативное влияние на рост и кальцификацию некоторых (*Lithophyllum kotschyannum*) кораллиновых водорослей [17].

Содержание органического углерода в глубоководном биоценозе кораллиновых водорослей составляет $42\text{--}72$ г $C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ (рис. 2), что сравнимо с таковым ($50\text{--}130$ г $C_{\text{орг}}/\text{м}^2$) в сообществах кораллового рифа [6, 9]. С увеличением глубины обитания от 10 до 150 м в биоценозе в основном уменьшается содержание как $C_{\text{орг}}$, так и N, что, по-видимому, свидетельствует о снижении биомассы гидробионтов. Это подтверждается полученными нами ранее данными [22]. Ранее нами было показано, что содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, *b*, *c*, каротиноидов, феофитина и фикоэритрина) в ассоциации кораллиновых водорослей, рассчитанное на единицу проекции субстрата (2D), с увеличением глубины обитания непрерывно понижалось (ANOVA; $p = < 0.00 \div 0.05$). Так, содержание хлорофилла *a* с глубиной от 5 до 150 м уменьшалось почти на порядок — с 280 до 30 мг/м² (ANOVA; $p = < 0.00$) [22]. По-видимому, на такой же порядок величин уменьшалась с глубиной и биомасса водорослей.

Одним из самых важных факторов, определяющих распространение водорослей в глубину и продуктивность автотрофных организмов, является интенсивность проникающей фотосинтетически активной радиации ($\Phi\text{АР}_{\text{п}}$).

По классификации Ерлова [3], мелководные воды (о. Батълонгви и о. Ре) относятся к первому оптическому типу прибрежных вод. В этом регионе на поверхность воды в полдень поступает >1850 мкЭ/(м²с) $\Phi\text{АР}$. Доля $\Phi\text{АР}$, проникающая на глубину 5 и 10 м, составляет около 40 и 17% от поверхностной соответственно. Воды рифов Вангард (90 м) и Ладд (150 м) относятся ко второму оптическому типу океанических вод, доля $\Phi\text{АР}$ на этих глубинах составляет 1 и 0.01% соответственно. С увеличением глубины происходит не только быстрое уменьшение количества света, но изменение его спектрального состава. При этом больше поглощается свет в красной части

спектра, энергию которого использует хлорофилл. На глубину 100 м в наиболее прозрачных водах I оптического типа из-за механизма селективного ослабления проникает лишь узкая полоса синего света [3].

Такие условия ограничивают распространение фотосинтезирующих организмов на глубину. Одними из немногих автотрофов, способных жить на больших глубинах (>100 м), являются красные кораллиновые водоросли. В экосистеме коралловых рифов они обитают в широком диапазоне $\Phi\text{АР}_{\text{п}}$ — от более 1500 мкЭ/(м²с) на литорали [20] до рекордной (268 м) глубины обитания бентосных водорослей, куда проникает менее 0.0015 мкЭ/(м²с) [12, 40]. Ранее они были обнаружены нами в Южно-Китайском море на банке Маклсфилд на глубине 220–240 м [12].

Сравнение данных процентного содержания $C_{\text{орг}}$, N и P в биоценозе показывает, что для всех глубин общим является значительное содержание неорганических скелетных тканей, состоящих в основном из карбоната кальция биогенного происхождения (табл. 2). Обызвествление у водорослей предполагает отложение карбоната кальция (CaCO_3) вокруг или внутри клеток. Оно встречается у представителей красных, бурых, зеленых и др. мегатаксонов водорослей. У родолитов, как и у большинства рифостроителей, активное отложение карбоната кальция функционально связано с фотосинтезом, хотя кораллиновые водоросли способны расти и в темноте [18]. Соотношение скорости их кальцификации на свету и в темноте составляет около 1.5. Конкреции родолитов растут очень медленно (0.5–1.5 мм/год) и достигают диаметра 30 см [19].

Большинство известковых морских водорослей, герматипных кораллов, моллюсков, талломных макрофитов в процессе жизнедеятельности откладывают вокруг или внутри клеток карбонат кальция в кристаллической модификации, называемой арагонитом. Из них лишь две группы — кораллиновые (*Corallinaceae*) и кокколитофорида (*Coccolithophoraceae*) — являются исключением, откладывая в своей клеточной стенке кристаллы кальцита с примесью углекислого магния, благодаря, вероятно, уникальному полисахаридному составу, сходному по своему строению с альгинатами бурых водорослей [2]. При этом скорость растворения кальцита у кораллиновых водорослей меньше в 6–10 раз по сравнению с арагонитовыми формами [44].

Продукция карбоната кальция сообществом кораллиновых водорослей оценивается в 20–40% от его суммарной продукции всем сообществом рифа [9].

Все автотрофные организмы используют свет для фиксации углерода (С) с такими биогенными элементами, как азот (N) и фосфор (P), в относительно постоянных стехиометрических соотношениях. При этом атомное отношение С/N/P в тканях фитопланктона, известное как соотношение Редфилда, составляет в среднем 106:16:1 [48]. Однако круговорот углерода, азота и фосфора не всегда соответствует соотношению Редфилда. На это соотношение влияет структура и динамика экосистемы, что связано с видовым составом, размером и биологическими взаимодействиями [23]. Так, атомное соотношение С/N/P в биоценозе родолитов на глубинах 5–10 м имеет близкие значения и составляет в среднем 187:31:1 (табл. 3), что сопоставимо со средними значениями, полученными для сообщества перифитона и массовых видов герматипных кораллов (192:20:1 и 188:19:1 соответственно) на б. Фантом (Тиморское море) на глубинах 12–20 м [6]. Эти значения, однако, существенно отличаются от таковых, характерных для морских макрофитов, обитающих в силикатных водах, у которых медиана соотношения С/N/P составляет 550:30:1 [15, 16], и для красных водорослей Южной Флориды, обитающих в карбонатных водах — 313:29:1 [37].

В отличие от органического углерода и азота содержание фосфора и его доля в биоценозе родолитов с глубиной увеличивались более чем в 5 раз (рис. 2, 3; табл. 3). При этом соотношение С/N/P составляет 24:5:1 на глубине 150 м. Такое увеличение доли фосфора в сообществе с глубиной при одновременном падении запаса $C_{орг}$ и в меньшей степени азота можно объяснить высвобождением фосфора при деструкции органического вещества родолитов с образованием нерастворимых фосфатов кальция. Благодаря высокой удельной поверхности ($2200 \text{ м}^2/\text{л}$) родолиты являются хорошими адсорбентами [32].

В экспериментальных условиях емкость равновесия адсорбции и химического осаждения фосфора на карбонате кальция отмерших родолитов (maerl) составляет около 1.2 г P/кг субстрата, или 0.12% [29]. Можно ожидать, что и в нашем случае в результате дальнейшего

химического осаждения фосфора из поровых вод и минерализации органического вещества родолитов с участием микроорганизмов содержание фосфатов в субстрате увеличится. Вполне вероятно, что родолитовые биоценозы являются одним из источников образования промышленных запасов фосфоритов. Так, в районе о. Рождества (Индийский океан) фосфатообразование начинается в передовой части растущего кораллового рифа. Затем субстрат обогащается фосфором как в процессе перемыва и конденсации за риффлетом, так и при непосредственном осаждении фосфата из поровых вод, в результате чего содержание P_2O_5 в фосфоритах достигает 22–37% [1, 13]. Экспериментальным путем было подтверждено, что осаждение фосфатов происходит в среде, обогащенной органическим веществом, которое находится на стадии активного разложения под воздействием микроорганизмов [10]. В дальнейшем родолиты, скатываясь по материковому шельфу, способствуют выведению фосфора из круговорота в подповерхностных водах. Это подтверждается тем, что в более глубоких водах шельфа, на верхних участках материковых склонов, на подводных банках и хребтах на глубинах от 30 до 300 м встречаются обширные залежи морских фосфоритовых конкреций [13].

Таким образом, благодаря высоким адсорбционным свойствам осаждение и обогащение фосфором родолитов, богатых органическим веществом, которое находится на стадии активного разложения, происходит биогенно-хемогенным путем. Учитывая высокие адсорбционные свойства родолитов, их мертвые отложения предлагают использовать в качестве субстрата для очистки сточных вод. Опыты показали, что они удаляют до 98% общего фосфора и в меньшей степени азота (до 50%) из сточных вод [29].

Фосфор привлекает внимание и как элемент, способный лимитировать первичную продукцию, и как один из компонентов загрязнения и эвтрофикации. Так, после минеральной подкормки одного из патч-риффов на Большом Барьерном рифе обнаружена 50% редукция его кальцификации, что объясняется отравлением фосфатами [35]. Удаление излишка фосфатов из среды в процессе адсорбции неорганических растворенных форм фосфора на их поверхности и его фиксации в виде фосфатов кальция и даль-

нейшее захоронение их в шельфовых осадках может играть важную роль в экосистеме коралловых рифов. Родолитовые сообщества при этом создают более благоприятную среду обитания для рифостроящих кораллов, которые в отличие от них более чувствительны к антропогенному загрязнению.

Таким образом, наши исследования показали, что сообщества кораллиновых водорослей являются одним из основных продуцентов органического вещества на шельфе тропических морей и выполняют важную экологическую роль в экосистеме коралловых рифов. Содержание и соотношение основных биогенных элементов у родолитов на малых глубинах (5–10 м) сопоставимо с таковыми рифостроящих кораллов, но существенно отличается от макрофитов. С увеличением глубины до 150 м наблюдается увеличение как содержания, так и доли фосфора при одновременном уменьшении органического углерода и азота. Предполагается, что осаждение и обогащение субстрата фосфором происходит биогенно-хемогенным путем. Определяющую роль в экосистеме коралловых рифов, особенно на больших глубинах, может играть ассимиляция CO_2 в процессе метаболизма сообщества родолитов с образованием нерастворимых фосфатов кальция, и захоронение их в шельфовых осадках. В результате этих процессов выводятся из оборота элементы, которые способствуют подкислению океана и эвтрофикации.

Благодарности. Авторы благодарят В. В. Сапожникова (ВНИРО), А. В. Скрипцову (ИБМ ДВО РАН), П. Я. Тищенко (ТОИ ДВО РАН) и анонимного рецензента за критические замечания при подготовке рукописи.

Источник финансирования. Работа выполнена в рамках темы «Адаптация морских автотрофных организмов к изменению климатических и антропогенных условий среды: физиологические, биохимические и экологические аспекты» (госрегистрация № 115081110042, ФАНО № 0268-2014-0012, 2015–2017), а также при финансовой поддержке Вьетнамской Академии наук, ВАНТ-005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батулин Г. Н. Первичная продукция органического вещества в океане и фосфатнакопления // Докл. РАН. 2006. Т. 407. № 5. С. 682–686
2. Билан М. И., Усов А. И. Полисахариды известковых водорослей и их влияние на процесс кальцификации // Биоорганическая химия. 2001. Т. 27. № 1. С. 4–20.
3. Ерлов Н. Г. Оптика моря. Л.: Гидрометиздат, 1980. 247 с.
4. Латыпов Ю. Я. Изменение состава и структуры коралловых сообществ островов Мью и Мун залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биология моря. 2006. Т. 32. № 5. С. 326–332.
5. Пронн Л. Н., Кашенко С. Д., Пронн М. В. Определение основных биогенных элементов // Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 63–88.
6. Пронн М. В., Тарасов В. Г., Чербаджи И. И. Метаболизм донных группировок // Биология коралловых рифов: Исследования на банке Фантом (Тиморское море). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1983. С. 75–103.
7. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана / Ред. Сапожников В. В. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
8. Скрипцова А. В., Калита Т. Л., Набивайло Ю. В. Оценка состояния сообщества *Zostera marina* + *Sargassum* в условиях антропогенного загрязнения // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 257–270.
9. Сорокин Ю. И. Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука, 1990. 503 с.
10. Титов А. Т., Батулин Г. Н. Микроструктура и механизм образования фосфата кальция в современных фосфоритах // Докл. РАН, 2008. Т. 418. № 6. С. 821–824.
11. Чербаджи И. И., Пронн Л. Н., Нгуен Так Ан. Влияние гидрологических и гидрохимических показателей на продукционные характеристики фитопланктона в зоне коралловых рифов Южного Вьетнама // Вестник Морского государственного университета. Вып. 18. Серия: Теория и практика защиты моря. Владивосток, 2007. С. 104–115.
12. Чербаджи И. И., Пронн Л. Н. Фотосинтез и дыхание сообщества глубоководного перифитона (банка Маклесфилд, Южно-Китайское море) // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 5. С. 351–358. DOI: 10.1134/S1063074008050064.
13. Школьник Э. Л., Батулин Г. Н., Жегалло Е. А. О природе фосфоритов острова Рождества (Индийский океан) // Океанология. 2008. Т. 48. № 1. С. 101–112.
14. Andersson A. J. Fundamental paradigm for coral reef carbonate sediment dissolution // Front. Mar. Sci. 2015. 2:52. DOI.org/10.3389/fmars.2015.00052.
15. Atkinson M. J., Smith S. V. C:N:P ration of benthic marine plants // Limnol. Oceanogr. 1983. V. 28. P. 568–574.
16. Baird M. E., Middleton J. H. On relating physical limits to the carbon: nitrogen ratio of unicellular algae and benthic plants // J. Mar. Systems. 2004. V. 49. P. 169–175.
17. Björg M., Mohammed S. M., Björklund M., Semesi A. Coralline algae, important coral-reef builders threatened by pollution // Ambio. 1995. V. 24. № 7–8. P. 502–505.
18. Borowitzka, M. A. Photosynthesis and calcification in the articulated coralline red algae *Amphiroa anceps* and *A. foliacea* // Mar. Biol. 1981. V. 62. P. 17–23.

19. *Bosence D., Wilson J.* Maerl growth, carbonate production rates and accumulation rate in the north-eastern Atlantic // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2003. V. 13. P. 21-31.
20. *Burdett H. L., Keddie V., MacArthur N. et al.* Dynamic photoinhibition exhibited by red coralline algae in the Red Sea // *BMC Plant Biol.* 2014. V. 14. P. 139.
21. *Chen-Tung, Arthur Chen, Shu-Lun Wang et al.* Nutrient budgets for the South China Sea basin // *Marine Chemistry*. 2001. V. 75. P. 281-300.
22. *Cherbadgy I. I.* The content of photosynthetic pigments in deep coralline algal community in the South China Sea. In: *Life-supporting Asia-Pacific Marine Ecosystems, Biodiversity and their Functioning*. Science Press Beijing, 2017. P. 165-170.
23. *Daly K. L., Wallace D. W. R., Smith W. O. et al.* Non-Redfield carbon and nitrogen cycling in the Arctic: Effects of ecosystem structure and dynamics // *J. Geophys. Res. C*. 1999. 104. № 2. P. 3185-3199.
24. *Dean A. J., Steneck R. S., Tager D., Pandolfi J. M.* Distribution, abundance and diversity of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef // *Coral Reefs*. 2015. Vol. 34. P. 581-594. DOI: 10.1007/s00338-015-1263-5.
25. *De'ath G., Fabricius K. E., Sweatman H., Puotinen M.* The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012. V. 109. № 2. P. 17995-17999.
26. *Diez I., Secilla A., Santolaria A., Gorostiaga J. M.* Phyto-bentic intertidal community structure along an environmental pollution gradient // *Mar. Poll. Bull.* 1999. V. 38. P. 463-472.
27. *Figueiredo M. A. O., Coutinho R., Villas-Boas A. B. et al.* Deep-water rhodolith productivity and growth in the southwestern Atlantic // *J. Appl. Phycol.* 2012. V. 24. P. 487-493. DOI 10.1007/s10811-012-9802-8
28. *Foster M. S.* Rhodoliths: between rocks and soft places // *J. Phycol.* 2001. V. 37. P. 659-667.
29. *Gray S., Kinross J., Read P.* The nutrient assimilative capacity of maerl as a substrate in constructed wetland systems for waste treatment // *Water Research*. 2000. V. 34, Issue 8, P. 2183-2190. DOI:10.1016/S0043-1354(99)00414-5.
30. *Hoegh-Guldberg O., Poloczanska E. S., Skiving W., Dove S.* Coral Reef Ecosystems under Climate Change and Ocean Acidification. Review article // *Front. Mar. Sci.* 2017. doi.org/10.3389/fmars.2017.00158.
31. *Holcomb M., Venn A. A., Tambutté E. et al.* Coral calcifying fluid pH dictates response to ocean acidification // *Scientific Reports*. 2014. 4, Article number 4: 5207. Doi: 10.1038/srep05207.
32. *Inglethorpe S. D. J.* Measurement of selected physical properties of three samples submitted by SAC consultants. British geological survey technical report MPSR/92/17. 1992.
33. *James N. P., Macintyre I. A.* Carbonate depositional environments: modern and ancient Part 1. Reef — zonation, depositional facies, diagenesis // *Colorado School of Mines, Quarterly*. 1985. V. 80. P. 1-70.
34. *Kamenos, N. A., Burdett, H. L., Alioso, E. et al.* Coralline algal structure is more sensitive to rate, rather than magnitude, of ocean acidification // *Glob. Change Biol.* 2013. V. 19, P. 3621-3628
35. *Kinsey D. V., Davies P. J.* Effects of elevated nitrogen and phosphorus on coral reef growth // *Limnol. Oceanogr.* 1979. V. 24 P. 935-940.
36. *Lapointe B. E., Littler M. M., Littler D. S.* Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters // *Estuaries*. 1992. V. 15. № 1. P. 75-82.
37. *Lapointe B. E., Barile P. J., Littler M. M. et al.* Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs I. Nutrient stoichiometry of the invasive green alga *Codium isthmocladum* in the wider Caribbean indicates nutrient enrichment // *Harmful algae*. 2005. V. 4. P. 1092-1105.
38. *Littler M. M., Littler D. S.* Models of tropical reef biogenesis: The contribution of algae // *Progr. in Phicol. Res.* 1984. V. 3. P. 323-364 (Round/Chapman, eds.). Biopress Ltd.
39. *Littler M. M., Littler D. S., Blair S. M., Norris J. N.* Deep-water plant communities from an uncharted seamount off San Salvador Island, Bahamas: distribution, abundance, and primary productivity // *Deep-Sea Res.* 1986. V. 33. P. 881-892.
40. *Littler M. M., Littler D. S., Hanisak M. D.* Deep-water rhodolith distribution, productivity and growth history at sites of formation and subsequent degradation // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1991. V. 150. P. 163-182.
41. *McCoy S. J., Kamenos N. A.* Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change // *J. Phycol.* 2015. V. 51. P. 6-24. DOI: 10.1111/jpy.12262.
42. *Milazzo M., Rodolfo-Metalpa R., Chan V. B. S. et al.* Ocean acidification impairs vermetid reef recruitment // *Sci. Rep.* 2014. V. 4. P. 4189. DOI: 10.1038/srep04189
43. *Morphy J., Riley J. P.* Modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters // *Anal. Chim. Acta*. 1962. V. 27. N 1. P. 31-36
44. *Nash, M. C., Opdyke, B. N., Troitzsch, U. et al.* Dolomite-rich coralline algae in reefs resist dissolution in acidified conditions // *Nat. Clim. Change*. 2012. V. 2. P. 1-5.
45. *Nguen Tac An, Vo Duy Son, Phan Minh Thu, et al.* Tacing sediment transport and bed regime in the Nha Trang Bay // *Coll Mar. Res. Works*. 2000. V. 10. P. 63-69.
46. *Nguen Tac-An, Phan Minh-Thu, Cherbadgy I. I. et al.* Primary production of coral ecosystems in the Vietnamese coastal end adjacent marine waters // *Deep-Sea Res.* 2. 2013. V. 96. P. 56-64. DOI: 10.1016/j.dsr2.2013.05.020
47. *Payri C. E., Maritorena S., Bizeau Ch., Michel Rodière M.* Photoacclimation in the tropical coralline alga *Hydrolithon oncodes* (Rhodophyta, Corallinaceae) from a French Polynesian reef // *J. Phycol.* 2001. V. 37. P. 223-234.
48. *Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A.* The influence of organisms on the composition of sea-water / Ed. Hill M. N. *The Sea*. 1963. V. 2. P. 26-77. Wiley Interscience, New York.

49. *Riosmena-Rodríguez R.* Natural History of Rhodolith/Maërl Beds: Their Role in Near-Shore Biodiversity and Management // *Rhodolith/Maërl Beds: A Global Perspective* / Eds. Riosmena-Rodríguez R. et al. Springer International Publishing Switzerland, 2017. P. 3-27. DOI 10.1007/978-3-319-29315-8.
50. *Solorzano L.* Determination of ammonia in natural waters by phenolhypochlorite method // *Limnol. and Oceanogr.* 1969. V. 14. № 4. P. 799-801.
51. *Spalding H., Foster M. S., Heine J. N.* Composition, distribution, and abundance of deep-water (>30 m) macroalgae in Central California // *J. Phycol.* 2003. V. 39:2. P. 273-283.
52. *Strickland J. D.H., Parsons T. R.* Determination of particulate carbon. A practical handbook of seawater analysis // *Bull. Fish. Res. Board. Can.* Ottawa. 1972. V. 167. P. 207-211.
53. *Turner R. E.* Element rations and aquatic food webs // *Estuaries.* 2002. V. 25. N 4b. P. 694-703.

THE CONTENT OF ORGANIC CARBON, NITROGEN AND PHOSPHORUS IN DEEP-WATER BIOCENOSES OF CORALLINE ALGAE OF THE SOUTH CHINA SEA

© 2019 I. I. Cherbadgy*, L. N. Propp

*National Scientific Center for Marine Biology, Far-Eastern Branch of the Russian Academy
of Sciences A.V. Zhirmunskogo, Vladivostok, Russia*

**e-mail: icherbadgy@mail.ru*

Received July 19, 2017

Revised version received November 08, 2018

After revision February 05, 2019

The study on the influence of the depth of habitation on the content of organic carbon (C_{org}), organic and mineral forms of nitrogen (N) and phosphorus (P) in the biocenosis of coralline algae, was carried out in spring in the South China Sea at depths of 5 to 150 m. It was shown that with an increase in depth to 150 m, the content of C_{org} in the tissues decreased from 72 to 42 g/m². The content of N also decreased with depth, but to a lesser extent — from 15 to 10 g/m², while the content of P increased linearly from 0.75 to 4.29 g/m². The atomic ratio C/N/P in the biocenosis at depths of 5–10 m does not vary significantly and is on the average 187:31:1, which is comparable to the mean values obtained for mass species of reef-building corals. Unlike organic carbon and nitrogen, the phosphorus content in the algal biocenosis increased with depth more than 5 times. Correspondingly, the C/N/P ratio becomes 24:5:1 at a depth of 150 m. Such depth-dependent increase in the proportion of phosphorus in the biocenosis, with a simultaneous decline in the contents of organic carbon and, to a lesser extent, nitrogen, can be explained by release of phosphorus during destruction of the organic matter in the biocoenosis of coralline algae with the formation of insoluble calcium phosphates.

Keywords: organic carbon, nitrogen, phosphorus, rhodoliths, deep-water, South China Sea