

только что осевших личинок. Кроме того осевшая взвесь служила препятствием для оседания новых личинок.

Такая ситуация является своего рода моделью, которая показывает, что именно сестонофаги, распространенные в районах рудных скоплений конкреций, окажутся наиболее уязвимыми при их добыче.

Заключение

При массовой добыче железо-марганцевых конкреций, связанной с соскребанием и взмучиванием осадков, наибольший ущерб будет нанесен макробентосу в районе добычи. Если такой район будет расположен в одной из олиготрофных областей, окажется уничтоженным беднейшее население; в случае расположения района в одной из смежных эвтрофных областей, погибнет более богатое население (Соколова, 1989).

Однако еще большая опасность с точки зрения охраны окружающей среды подстерегает процветающий макробентос, удаленный от районов добычи. Это касается не только эвтрофных районов, смежных с олиготрофными. При подъеме и промывке конкреций на значительном расстоянии от дна течения способны обеспечить дальний разнос илистого материала, ведущий к увеличению скорости осадконакопления в районах, расположенных вдали от мест добычи.

В результате может быть нанесен урон донным сообществам и населению пелагиали в высокопродуктивных районах; шлейфы взмученного осадка могут воспрепятствовать процветанию горных экосистем и промыслу на подводных горах.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Мурдмаа И. О., Скорнякова Н. С., Агапова Г. В. Фациальная обстановка распространения железо-марганцевых конкреций в Тихом океане // Железо-марганцевые конкреции Тихого океана : Труды ИО АН СССР. - Т.109. - М.: Наука, 1976. - С.7-25.

Скорнякова Н. С. Локальные вариации полей железо-марганцевых конкреций, гл. III // Железо-марганцевые конкреции центральной части Тихого океана: Труды ИОАН СССР. - Т.122. - М.: Наука, 1986. - С.109-179.

Соколова М. Н. Трофическая классификация типов распространения глубоководного макробентоса // Докл. АН СССР. - Т.241, N 2. - 1978. - С.471-474.

Соколова М. Н. О глобальном распространении трофических областей на ложе океана // Докл. АН СССР. - Т.246, N 1. - 1979. - С.250-252.

Соколова М. Н. О видовом составе населения глубоководных донных трофических областей: Труды ИО АН СССР. - Т.119. - М.: Наука, 1984.

Соколова М. Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. - М.: Наука, 1986. - 207 с.

Соколова М. Н. Донное население глубоководных олиготрофных областей океана и возможные экологические последствия массовой добычи железо-марганцевых конкреций // География Мирового океана на службе рационального использования морских ресурсов. / Тез. докл. IV Всес. конф. по геогр. Мирового океана. (Калининград, сентябрь 1989 г.). - Л., 1989. - С.188-189.

Greenslate J., Hessler R. R., Thiel H. Manganese nodules are alive and well on the sea floor // Proceedings of Marine Technology Society (Tenth Annual Conference). - 1974. - P.171-181.

Rhoads D. C., Young D. K. The influence of depositfeeding organisms on sediment stability and community trophic structure // J. Mar. Res. - 1970. - Vol.28. - P.150-178.

Sokolova M. N. On size structure of the deep-sea macrobenthos // Progress in Oceanography and Deep-Sea Research. - 1990. - Vol.24, N 1, Part 2A.

Thiel H., Schriever G. Cruis Rep. Discol 1, SONNE-cruise 61 / Inst. für Hydrobiol. und Fischereiwissenschaft. Der Univ. - Hamburg, 1989. - 70 p.

УДК 574.9:577.472(26);591.5

А.Н. Голиков

НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ ПРИРОДНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И АНТРОПОГЕННЫЙ СТРЕСС

В связи с продолжающимся серьезным ухудшением экологической ситуации на планете и усилением антропогенных воздействий на природные экосистемы следует подробно рассмотреть современное состояние естественных сукцессий экосистем на фоне их эволюционных преобразований. При этом важно различить природные и антропогенные сукцессии экосистем, выражающиеся в смене состава существующих видов и биоэнергетических свойств составляющих их популяций, и эволюцию экосистем, определяющуюся коренной перестройкой биотопической и биоценотической составляющих экосистем за счет природных глобальных изменений климата и видообразования, приводящего к появлению генетически новых руководящих видов в биоценозах. Эволюция и последующие сукцессии экосистем носят, как правило, циклический характер с определенным своеобразием каждого цикла. Очевидно, что антропогенные изменения экосистем носят спорадический характер и только ускоряют или замедляют сукцессионные процессы, что часто приводит к деградации экосистем.

Эволюция экосистем, предшествующая их сукцессиям, имеет масштабы геологического времени, захватывающего интервалы в сотни тысяч, миллионы и десятки миллионов лет, с наиболее мощными перестройками на грани геологических эпох. Сукцессии экосистем имеют масштабы исторического времени и завершаются за десятки, сотни и тысячи лет, а при антропогенных воздействиях могут изменять направление в считанные годы.

Несмотря на различия в механизмах функциональных перестроек, эволюция экосистем и их сукцессий, являясь закономерными, системными процессами, имеют ряд общих черт в последовательности фаз изменений. Начальные этапы эволюции экосистем и их сукцессий всегда следуют за существенными изменениями условий среды и элиминацией прежних видов или части их популяций. Освободившиеся экологические ниши заполняются вновь образовавшимися видами в случае эволюции экосистем или популяциями существующих видов, способных функционировать в изменившихся условиях, в случае экологических сукцессий. Во всех случаях, вслед за относительно короткой фазой резкого снижения функциональной активности экосистем, связанной с заметным уменьшением синтетических процессов в их биологической составляющей и преобладанием деструкции над продукцией, приводящих к деградации существовавшего энергетического баланса, наступает обычно столь же непродолжительная фаза вспышки биологической активности с преобладанием продукционно-синтетического процесса над деструктивными на уровне обычно более высоком, чем до перестройки экосистем. В случае эволюции экосистем эта фаза занимает около 1-2 млн. лет и характеризуется массовым образованием новых видов, происходящим обычно при снижении температуры до уровня ниже критического для видов, обитавших ранее (Golikov, 1973). При экологической сукцессии этой фазе соответствует массовое размножение или иммиграция видов, для которых изменившиеся условия оказались наиболее благоприятными. При природных сезонных сукцессиях фаза стимуляции занимает одну-три недели, а при многолетних экологических сукцессиях не более двух-трех лет. Следующей, наиболее длительной фазе эволюционного или сукцессионного цикла, предшествует некоторое снижение функциональной активности экосистем, сопровождающееся частичной элиминацией видов или снижением численности их популяций при специализации к изменившимся экологическим нишам. Происходит коадаптация видовых популяций в новых условиях и переход экосистем в равновесное климаксное состояние. Это состояние занимает десятки миллионов лет в эволюционных

циклах и десятки и сотни лет при многолетних экологических сукцессиях. Под влиянием глобальных изменений абиотических факторов при эволюционных преобразованиях экосистем и/или, в случае сукцессионных изменений биологических процессов, наступает фаза деградации экосистем, сопровождающаяся массовой элиминацией. Начинается следующий цикл, как правило, на новом уровне. Схемы последовательности эволюционных и сукцессионных перестроек представлены на рис.1. Интересно отметить, что сходную смену фаз имеет и процесс эколого-физиологической адаптации, при котором снижение возбудимости и синтетической активности в начале адаптации сменяется их повышением выше исходного уровня на следующей фазе, после чего, при сохранении влияния раздражителя, происходит его нивелировка на уровне специфичной реактивности выше или ниже исходного уровня (Голиков А.Н., Голиков Н.В., 1987). Первая фаза эколого-физиологической адаптации, характеризующаяся снижением синтеза на молекулярном уровне и торможением нервных процессов, в зависимости от уровня субсистем занимает от секунд до суток и может в форме негенетической трансмиссии (Kinpe, 1962, 1964) сохраняться на популяционном уровне (как и последующая фаза) более длительное время. Вторая фаза адаптации, характеризующаяся усиленным синтезом белков и активацией жизненных процессов выше нормы, сходна по продолжительности с первой. Третья фаза подвижного равновесия наиболее длительна и сохраняется до конца процесса адаптации, продолжающегося не более 15-21 сут (Хлебович, 1981; Кондратенков, Хлебович, 1981). Сходный характер чередования и относительной продолжительности фаз процессов принципиально разного масштаба и уровня показывает общую закономерность функционирования систем вне зависимости от их ранга и объема. При этом процессы, происходящие на низшем функциональном уровне, оказываются субсистемными для систем более высокого уровня и, в любом случае, представляют собой этапы развития природы.

Для правильного представления о современном этапе развития природных экологических процессов целесообразно кратко рассмотреть эволюцию экосистем в масштабах геологического времени в течение последнего суперцикла, в общих чертах соответствующего галактическому году. Предпоследнее покровное оледенение планеты, сопоставимое по размаху с современным (а в Южном полушарии значительно более мощное), происходило в перми-триасе с апогеем около 260 млн. лет назад. Тогда на протяжении относительно короткого геологического времени в условиях пониженных температур произошла массовая элиминация многих видов (до 98% по R.

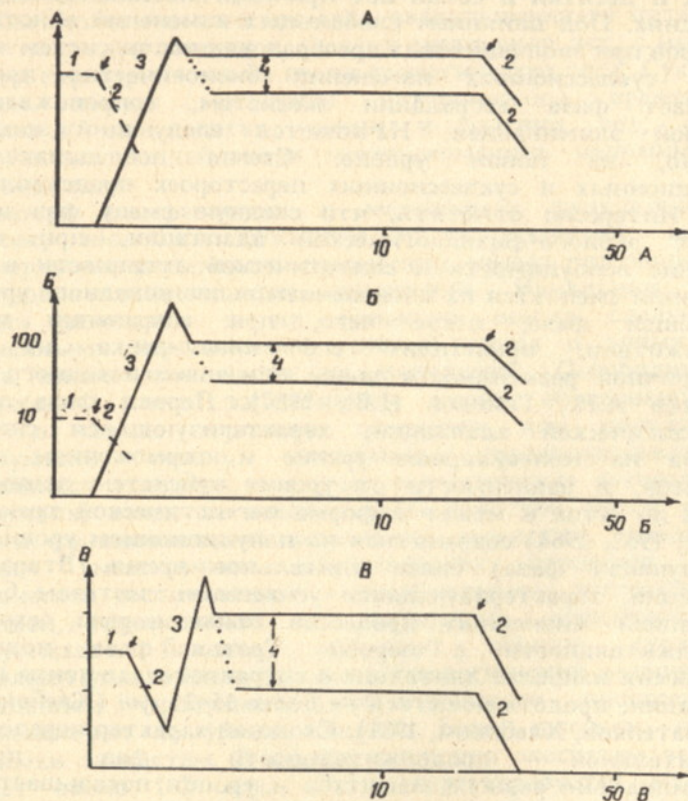


Рис.1. Схема последовательности эволюционных (А), сукцессионных (Б) и эколого-физиологических (В) адаптационных перестроек в природных экосистемах:

По оси абсцисс - время: млн., десятки млн. лет (А), годы, десятки лет (Б), часы, сутки (В) в логарифмическом масштабе; по оси ординат - число видов (А), биомасса (Б), возбудимость и синтетическая активность (В).

1 - исходное состояние биологических субстратов; 2 - деградация предшествовавшего состояния систем, начало перестройки: А - элиминация видов, Б - деградация предшествовавшего этапа сукцессии, В - снижение реактивности, угнетение; 3 - активация синтетических процессов, реконструкция систем: А - усиленное видообразование, Б - положительная фаза сукцессии, преобладание продукционных процессов над деструкцией, В - активация синтеза, стимуляция; 4 - равновесное состояние систем: А - коадаптация видов, эволюционный морфогенез, Б - климаксное состояние экосистем, примерное равенство продукции и деструкции, В - состояние адаптированности, соответствие биохимических реакций изменившимся условиям.

Стрелки отмечают критические изменения факторов, вызвавших перестройку.

Lewin, 1988), захватившая и крупные таксоны рангов целых семейств и отрядов. Катастрофическое состояние климата, приведшее в Палеогондване к покровному оледенению, сменилось около 230 млн. лет назад потеплением и быстрым заполнением освободившихся экологических ниш новыми формами в значительной мере за счет видов, образовавшихся в Северном полушарии, где экологическая ситуация не была столь критической. Развитие сформировавшихся в конце триаса и начале юры формаций было прервано очередной значительно менее мощной перестройкой в конце мела (в сеномане). Этап позднекиммерийской тектоно-магматической эпохи около 93 млн. лет назад, после которого резко изменился состав флоры и фауны, были изменены или разрушены мезозойские формации и заложены основы современных формаций, можно считать началом кайнозоя и его первого геологического периода палеогена и первой эпохи палеоцена (Голиков, 1985). В палеоцене и эоцене наблюдалось бурное развитие этих формаций, многие из которых достигли максимума разнообразия. В конце эоцена и в олигоцене происходило массовое формирование современных родов и становление фаций, получивших развитие в условиях постепенного, прерывистого понижения температуры в конце палеогена и в неогене за счет видов, составивших современные экосистемы. Первые виды, легшие в основу функционирующих ныне экосистем, судя по ископаемым остаткам и палеоэкологической обстановке (Golikov, Tzvetkova, 1972) произошли в миоцене и по термопатии были субтропическими (Голиков, 1963, 1980; Скарлато и др., 1981). В начале бореоцена, выделенного в особую геологическую эпоху (Голиков, 1985), около 14 млн. лет назад охлаждение вод, связанное с полным открытием пролива Дрейка и резким усилением холодной субантарктической циркуляции, привело к образованию тихоокеанских бореальных видов и к формированию Тихоокеанской бореальной биогеографической области. Началось развитие экологической сукцессии ряда широко распространенных тихоокеанских бореальных экосистем и дальнейшее эволюционное развитие экосистем за счет образования, при усилении климатической дифференциации тихоокеанских бореальных видов с более узким распространением. В начале плиоцена (около 5 млн. лет назад) началось формирование Атлантической бореальной биогеографической области и образование представивших ее первых атлантических бореальных видов, некоторые из которых начали доминировать в экосистемах Северной Атлантики.

Великая трансгрессия плиоцена около 3,5 млн. лет назад привела к широкому проникновению в Северную Атлантику, главным образом через север Канады, тихоокеанских бореальных

форм, давших здесь начало многим вторичноатлантическим видам тихоокеанского генезиса, занявшим лидирующее положение в большинстве экосистем бореальных вод Атлантического океана. Последующее существенное снижение температуры около 2,5 млн. лет назад привело к элиминации на большей части акватории Северного Ледовитого океана бореальных форм и к возникновению на их основе у его окраины эврибионтных бореально-арктических видов, занявших освободившиеся экологические ниши и доминирующее положение в создавшихся экосистемах. Началось крупномасштабное развитие экологической сукцессии современных экосистем северных полярных вод, которые в южных приполярных охлажденных водах сформировались значительно раньше, по-видимому, еще в начале бореоцена. Начало ледникового периода в плейстоцене можно рассматривать как разгар галактической "зимы". Мощная регрессия океана и последовавшее вслед за ней покровное оледенение значительных пространств Северного полушария привели к элиминации части относительно теплолюбивых видов и возникновению холодолюбивых арктических видов - эндемиков сформировавшейся Арктической биогеографической области. Эндемичные антарктические виды образовались, по-видимому, еще в начале плиоцена. В связи с тем, что большинство экологических ниш в Северном и Южном полярных океанах было уже занято выносившими отрицательные температуры более эврибионтными бореально-арктическими и нательно-антарктическими видами, соответственно, арктические и антарктические виды заняли ведущее положение лишь в немногих экосистемах.

Основные крупномасштабные изменения глобальных условий в своем ледниковом и межледниковом вариантах произошли уже в раннем плейстоцене и, соответственно, завершился современный этап эволюции экосистем. Это подтверждается отсутствием возникновения новых видов последние 500 тыс. лет в море и 35-40 тыс. лет на суше (если не считать сингамеонов, образовавшихся в результате природной гибридизации) и соответствует палеонтологической летописи хорошо изученных групп (Brögger, 1900-1901; Голиков и др., 1963, 1980). Наступил этап экологических сукцессий сложившихся экосистем в условиях современного голоценового поствиюрмского межледниковья (голоцен вряд ли можно рассматривать как особую геологическую эпоху, так как по своей экологической и геоморфологической ситуации он ничем не выделяется среди других межледниковий плейстоцена, разве что, в среднем, несколько более низкими температурами). Первой фазой этого этапа явилось, вслед за массовой элиминацией и миграциями видовых популяций во время оледенения и регрессии уровня

океанических вод, заселение освободившихся от льда и залитых водой (в случае морских флор и фаун) пространств и бурное развитие видов, занявших свободные экологические ниши. В первую очередь эти экологические ниши занимали наиболее эврибионтные и устойчивые к пониженным температурам виды, пережившие оледенение и регрессию на больших глубинах и/или на широтах с менее катастрофическими изменениями климата и гидрологии.

Фаза усиленной биологической активности в пределах каждой из биогеографических групп видов, восстанавливавших свое положение на шельфе и свале по мере изменения физико-химического режима водных масс и экосистем в целом, была относительно короткой. В это время происходило увеличение информативности экосистем, снижение в них уровня энтропии и тенденция к преобладанию накопления вещества над его расходом. При этом на уровне экосистем очевидна опережающая роль в сукцессиях первичных продуцентов (водорослей и высших растений и, в относительно редких случаях выхода гидротермальных вод, хемосинтезирующих бактерий). В процессе экологических сукцессий, вслед за активацией биологических процессов, в экосистемах происходила частичная элиминация наименее устойчивых форм, связанная с коадаптацией видов в складывающихся условиях. Эта фаза сукцессий экосистем также непродолжительна и соответствует их предклимаксовому состоянию (рис.1,Б). В масштабе голоценового межледниковья большинство экосистем, по-видимому, достигло климаксового состояния во время климатического оптимума, сочетанного с так называемой литториновой трансгрессией около 5-6 тыс. лет назад. На 2-3° более высокие тогда, чем сейчас, средние глобальные температуры способствовали увеличению биологической активности и достижению экосистемами максимальной продуктивности. Очевидно, что завершающее, климаксовое состояние экосистем, при котором сохраняется относительное равновесие между поступлением энергии и ее расходом, оказывается самой устойчивой и длительной фазой экологической сукцессии и в пределах умеренных колебаний условий может продолжаться тысячи лет. Примером такого состояния в умеренных широтах обоих полушарий могут служить современные хвойные или лиственные леса на континентах и заросли ламинариевых водорослей и морских трав в океанах. Можно думать, что климаксовое состояние соответствует наибольшей приспособленности данного уровня организации биологических систем. Продолжительность климаксового состояния существенно зависит от размеров биологических систем, их ранга и степени открытости. Чем крупнее биологические системы и составляющие их компоненты (напри-

мер, лидирующие организмы в составе экосистем) и медленнее их обмен со средой, чем сложнее (выше) уровень организации этих систем и чем более открыт и свободен их энергетический обмен с другими системами, тем продолжительнее их климаксное состояние.

Первичная сукцессия, наблюдающаяся при заселении свободного пространства и происходившая во время поствюрмской трансгрессии, характеризуется сначала доминированием микроводорослей, бактерий и простейших, затем мейоорганизмов и на конечном этапе макроорганизмов, доминирующих в дальнейшем в экосистемах и часто оказывающихся фонообразующими видами-эдификаторами. В процессе сукцессии во время преобладания каждой размерно-эволюционной группы их лидирующие формы достигают относительно кратковременного промежуточного климакса. Моделью первичной сукцессии может служить последовательность заселения искусственных субстратов, иллюстрирующаяся на примере экспериментальных исследований в Японском море (рис.2).

Процесс сукцессии имеет волнообразный характер с фазами депрессии, активации и временной стабилизации на каждом этапе. Видовое разнообразие, померенное по Шеннону (Shannon, Weaver, 1963) и плотность поселений, сильно колеблется на разных фазах сукцессии, снижаются к окончательному климаксу. Биомасса колеблется не так сильно, но при переходе к завершающему климаксу достигает на порядки больших величин, чем в процессе фазных флуктуаций (Golikov, Scarlato, 1975). В начале сукцессии возрастание биомассы обусловлено быстрым нарастанием продукции одноклеточных водорослей, бактерий и инфузорий, подвергшихся частичной элиминации при переходе доминирования к мейоорганизмам (мелкие макрофиты, харпактиоиды, нематоды), которые в свою очередь при сопутствующей частичной деградации на завершающем этапе сукцессии уступили место макроформам с доминированием *Crassostrea gigas* в обладающей субтропическим гидрологическим режимом защищенной бухте (см. рис.2,А) и *Mytilus trossulus* в открытом участке с бореальным гидрологическим режимом (см. рис.2,Б).

После литторинового климатического оптимума и достижения большинством экосистем зрелого климаксного состояния, некоторые из них, особенно характеризующиеся доминированием теплолюбивых видов, под влиянием учащающихся похолоданий начали переходить в неустойчивое, относительно хрупкое состояние или испытывать деградацию. Это связано с тем, что в биологических системах любого уровня

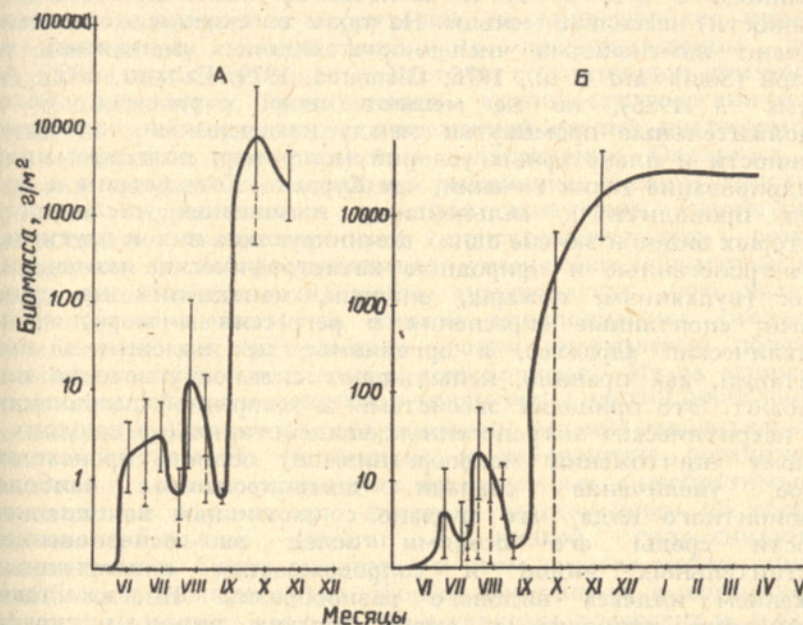


Рис.2. Изменение биомассы в процессе первичной экологической сукцессии на искусственных субстратах в заливе Посьета Японского моря: А - в полузакрытой бухте, Б - в открытом участке.

климаксное, уравновешенное состояние не может сохраняться беспрестанно долго и сменяться под влиянием внутренних и внешних причин деградацией, при которой расход энергии начинает превышать ее поступление. Прогноз продолжительности сукцессий экосистем и их климаксного состояния существенно облегчается тем обстоятельством, что подавляющее большинство природных средовых и биологических процессов носит циклический характер. Степень устойчивости экосистем (способность возвращаться в исходное состояние после возмущений, вызванных умеренными изменениями условий среды) возрастает с уменьшением времени циклов. Это объясняется большей приспособленностью популяций организмов к регулярно повторяющимся событиям на фоне параллельной коадаптации видов в экосистемах (например, при сезонных сукцессиях сочетанное время вегетации растений и сроков развития и миграции связанных с ними животных).

Устойчивость экосистем к многолетним циклам (например, связанным с 2-3, 7, 11 и 22-летними циклами солнечной активности) несколько меньше. На такие изменения экосистемы отвечают изменениями численности видовых популяций, их ареалов (Southward et al., 1975; Glémarès, 1979; Галкин, 1985; An analysis ... 1986), но не меняют своей структуры. Более продолжительные промежутки между изменениями солнечной активности и планетарных условий (например, длительное меандрирование таких течений, как Курисио, Гольфстрим и др.) могут приводить к сильнейшему изменению численности некоторых видов и замене одних доминирующих видов другими.

Антропогенные и природные катастрофические изменения среды (вулканизм, пожары, оползни, наводнения на суше; цунами, спонтанные опреснения и регрессии в море) носят нециклический характер, и организмы, не имеющие к ним адаптаций, как правило, испытывают сильное угнетение или погибают. Это приводит экосистемы к ускоренной деградации. При некритических антропогенных воздействиях (не ведущих к полному уничтожению макроорганизмов) обычно происходит резкое увеличение степени доминирования наиболее эврибионтного вида, что связано с частичным заполнением емкости среды его особями вслед за исчезновением чувствительных видов и сопровождается существенным снижением индекса видового разнообразия. Иногда такие воздействия приводят к смене состава видов в ярусах биоценозов (в бентосе в фиталях, эпифауне и инфауне). Так, при нефтяном загрязнении, оказывающем общее и специфичное действие на экосистемы, ряд видов, свойственных эпифауне, чтобы оторваться от загрязненного субстрата, переходят на слоевища водорослей, а в инфауне происходит резкое снижение числа видов (Голиков, Аверинцев, 1977). При анализе влияния на экосистемы антропогенных и других нециклических воздействий принципиально важно знать природную фазу их сукцессии, что представляется необходимым условием мониторинга. Существенно, что антропогенные воздействия, находящиеся в пределах толерантности организмов, действуют не независимо, а ускоряют или замедляют природный закономерный ход сукцессий. Большинство антропогенных факторов оказывает неблагоприятное воздействие на экосистемы, приводя к снижению их общей продукции и увеличению относительной части энергетических затрат на обмен, ускорению старения экосистем и перехода их в состояние деградации, сопровождающейся общим обеднением из-за необратимого выключения части активной органики из оборота, захоронения ее в осадках и перехода в неактивное состояние.

Исследования в последние десятилетия по программе многолетнего мониторинга показывают тенденцию (даже на участках акваторий и территорий, не подвергшихся прямому антропогенному воздействию, но представляющих собой закрытые или полузакрытые системы со сниженной динамикой) к существенному уменьшению активности органического вещества и к переходу на современной стадии постбюрского межледниковья ряда экосистем к деградации. Оказалось, что степень деградации экосистем теснейшим образом связана с уровнем гидродинамики участков акваторий. Рассматривая деградацию экосистем как приспособительную реакцию биоценозов к неблагоприятным изменениям абиотической и биотической обстановки, можно предполагать, что снижение обменных процессов при низкой гидродинамике связано с замедлением до критического уровня поступления полезных элементов извне и выноса метаболитов. Из-за снижения скорости дрейфа взвешенных в толще воды частиц происходит их оседание, усиленное илообразование, падение окислительно-восстановительного потенциала и захоронение органических веществ в донных отложениях, по-видимому, с необратимым их переходом в неусвояемую форму и исключением из оборота. Районы больших глубин с низкой гидродинамикой, полузакрытые бухты и лагуны в этом смысле можно считать кладбищем вышедших из оборота биогенных и органических веществ не только местных, но и удаленных морских и, в какой-то мере, континентальных систем. В открытых системах с умеренно повышенной гидродинамикой активно происходят как поступление энергии извне, так и вынос из экосистем вредных метаболитов, что замедляет или приостанавливает их разрушение и переход от климаксного состояния к деградации.

Изложенные выше соображения позволяют сделать вывод о том, что чем ниже гидродинамика, тем быстрее и сильнее происходит деградация и тем более низких биоэнергетических возможностей достигают экосистемы в результате вторичной сукцессии. Например, в динамически неактивных полузакрытых бухтах Белого моря биомасса и продукция бентоса всего за 10 лет снизилась в четыре-пять раз (Голиков, Скарлато, 1969, 1985). Как уже отмечалось, в первую очередь в динамически неактивных участках подвержены деградации основные носители биоэнергии на мелководьях - макрофиты. Так, за 20 лет в полузакрытых бухтах залива Посьета Японского моря почти полностью исчезли пышно развитые здесь ранее пояса морских трав и саргассовых водорослей и часть связанных с ними популяций видов животных (Голиков и др., 1986). Процесс деградации, хотя в существенно меньшей мере, затронул и динамически более активные участки. Например, в открытой

части залива Посъета при снижении с 1962-1965 гг. по 1983 г. средней общей биомассы от $2584 \pm 730 \text{ г/м}^2$ до $1890 \pm 470 \text{ г/м}^2$ в трофической структуре экосистем количество макрофитов сократилось почти на 20%, а из гетеротрофных организмов наиболее ощутимо возросла относительная доля детритофагов (главным образом безвыборочных), что, вероятно, связано с усилившимся заилением. То обстоятельство, что в сукцессиях биоценозов наиболее чувствительной оказывается автотрофная составляющая, ответственная за поступление первичной продукции, свидетельствует об угрожающем характере наблюдающихся изменений в продуктивности экосистем. В генетическом плане деградация экосистем отрицательно влияет, в первую очередь, на стенобионтные виды с узким распространением, чувствительные к изменениям факторов среды. В обсуждавшемся участке залива Посъета за 20 лет при общем уменьшении числа видов в биогеографической структуре биоценозов сократилась доля стенобионтных, субтропических по происхождению видов и по биомассе резко увеличилась относительная доля эврибионтных широко распространенных бореальных и бореально-арктических видов.

Этот же процесс обеднения качественного состава и количественного обилия жизни происходил и в предыдущие годы.

Так, обеднение и изменение качественного состава фауны наблюдали и в планктоне (Кос, 1969). По сравнению с 20-ми годами текущего столетия за 40-45 лет биомасса бентоса в динамически неактивных участках и на значительных глубинах залива Петра Великого снизилась в среднем в четыре-шесть раз (Кобякова, 1962; Климова, 1975, 1977). Сходный феномен уменьшения качественного разнообразия и количественного обилия бентоса и планктона в процессе их многолетних изменений в текущем столетии отмечен в гидродинамически неактивных, заиляющихся участках у берегов Японии (Hayashi, 1978), в ряде различных участков Баренцева моря (Антипова, 1973, 1974; Антипова и др., 1974), в Северном море и прилежащих районах (Celan, 1977; Rachor, 1977), в фиордах Норвегии (Josefson, Rosenberg, 1988). Эти и другие постоянно накапливающиеся данные о постепенном снижении биоэнергетических возможностей экосистем в различных районах Мирового океана и континентов свидетельствуют о процессе расширяющейся деградации экосистем на современном этапе постледникового межледниковья плейстоцена.

Учитывая закономерный направленный ход мощных природных геофизических и биологических процессов, имеющих глобальный характер и существенно зависящих от космических причин, необходимо заключить, что единственно разумной

формой человеческой деятельности может быть только подстройка к уже идущим природным процессам с рассмотрением человеческих популяций (несмотря на их существенное, к сожалению, главным образом отрицательное влияние на природу) как элементарных компонентов биосферы. Такой подход при хозяйственной деятельности может привести к ощутимым положительным последствиям, существенно продлить и даже повысить уровень климаксного состояния экосистем и надолго отодвинуть время наступления деградации, смягчив ее негативные проявления. Например, процесс деградации приостанавливается и может даже смениться временной положительной сукцессией на участках марикультуры. Так, в Белом море на участках, окружающих аквакультуру мидий и в Японском море в районах плантаций по разведению морских гребешков и устриц, благодаря метаболитам, выделяемым массой культивируемых организмов, за последние 10-20 лет произошло существенное увеличение биомассы и продукции планктона и бентоса при их резком естественном снижении в деградирующих экосистемах бухт, удаленных от марикультуры (Голиков, Скарлато, 1979; Голиков и др., 1986). При организации культурных хозяйств используются природные свойства некоторых массовых организмов к избиранию определенных типов субстратов при оседании личинок и простейшие способы защиты от хищников подрастающего поколения (Голиков, Скарлато, 1969).

Промысел, несомненно оказывающий стрессовое воздействие на эксплуатируемые экосистемы, в большинстве случаев приводит к их разрушению. Отрицательное влияние промысла обычно ускоряет деградацию экосистем. Однако, в некоторых случаях, при умеренном вылове возможно временное компенсаторное возращение численности популяции добываемого вида выше исходного уровня. Существенное нарушение во время промысла биотопического фона экосистем и их биоценотической структуры часто делает деградацию необратимой и приводит к вторичной сукцессии с очень низким и неустойчивым биоэнергетическим результатом. Вредные последствия промысла значительно снижаются при максимальном уменьшении деструкции окружающего популяции добываемого вида компонентов экосистем. Одно время существовало мнение, что продукция популяций на протяжении годового цикла при наличии пополнения равна элиминации из них особей и что, соответственно, большую часть результатов этой продукции можно промышленно использовать без опасений, что популяции не вернутся в исходное стационарное состояние. Происходило смещение смысла продукционного процесса. Действительно, продукция каждой генерации равна ее элиминации, но на

протяжении всего времени ее существования, а в течение годового цикла (учитывая многолетний жизненный цикл подавляющего большинства промысловых видов) значительная часть результатов продукции генераций поступает на реконструкцию биомассы популяции. Эта часть продукции, в первом приближении близкая по смыслу к разнице в биомассах природных популяций в конце и начале периода наблюдений ($B_2 - B_1$) по первой части уравнения П. Бойзен-Иенсена (Boysen-Jensen, 1919) и обозначенная В.П. Воробьевым (1949) как остаточная продукция, в современной интерпретации представляет собой поддерживающую популяцию часть продукционного процесса и описывается формулой:

$$P_s = \sum_{t=0}^n N_t (W_t - W_{t-1}) \frac{1}{\Delta t},$$

где n - число генераций, t - возраст, $W_t - W_{t-1}$ - весовой прирост, t - время. Результаты этой части продукции, включая генеративную продукцию соответствующего промысла года, не должны подвергаться промыслу, так как пойдут на реконструкцию биомассы и содержат в себе минимум биоэнергии, который необходим видовой популяции для существования в данных условиях и удерживает ее от деградации (Голиков, 1970, 1976). Промысловую добычу может составлять массовый эквивалент результатов элиминирующей в течение годового цикла части продукции с опережением естественного элиминационного процесса. При этом объектом добычи может быть не средняя масса элиминированных особей

$$\frac{1}{2} \frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} (N_1 - N_2),$$

как следует из уравнения П. Бойзен-Иенсена и его наиболее обычных современных интерпретаций, а результат их прироста за период смены генераций ($W_{t+1} - W_t$) ($N_t - N_{t+1}$). Это связано с гетерохронией в определении поддерживающей и элиминированной за анализируемый период частей продукции в первом случае (так как в средний вес элиминированных особей может входить весовой прирост, накопленный за время, намного превышающее таковое весового прироста выживших за анализируемый период особей), что, как следствие, при использовании для оценки величины добычи может приводить к переловам и ускорению деградации важных для человечества экосистем.

Естественно, что антропогенные загрязнения, к которым у организмов нет наследственных приспособлений, как правило, приводят к быстрой деградации природных экосистем и при больших дозах могут вызывать полное уничтожение макрожизни

в загрязненных участках. Человеческая деятельность, даже связанная со стремлением достичь не энтропийных эффектов в организации социума, неизбежно приводит к увеличению энтропии во внешней среде и сопровождается самыми различными загрязнениями окружающей среды. Отрицательное влияние некоторых из этих загрязнений существенно уменьшается, а иногда они могут даже давать положительный эффект при значительном снижении доз загрязнений и при более медленном выбросе их из накопителей в окружающую среду в относительно безопасные фазы развития природных процессов. Некоторые слабые загрязнения могут оказывать стимулирующее воздействие на биологические процессы, продлевая фазу активации (см. рис.1,Б) сукцессионного цикла (Голиков, Голиков, 1987). Вместе с тем, в последнее десятилетие наблюдается все возрастающая тенденция к чрезмерному преувеличению роли человечества в природных глобальных процессах. Например, влияния выработки хлорфенолов и других веществ на разрушение озонового слоя атмосферы Земли, увеличения в результате технического прогресса содержания углекислоты в атмосфере на глобальный климат и т.д. По мнению многих авторов, антропогенное увеличение доли CO_2 в атмосфере может привести к парниковому эффекту, резкому потеплению глобального климата и даже предотвращению очередного усиления оледенения планеты. Несмотря на очевидное огромное отрицательное влияние человеческой деятельности на состояние природы в отдельных регионах и даже в какой-то мере на планете в целом, представляется, что крупномасштабные естественные глобальные изменения геоморфологии, климата и биосферы, обусловленные функциональными перестройками планетарных систем под существенным влиянием закономерных космических процессов, оказываются на многие порядки величин более мощными, чем влияние людей. В частности, содержание углекислоты в атмосфере, сочетанное с температурным режимом и степенью развития растений, достигало в карбоне 0,4%, было почти столь же высоким в теплые и богатые растительностью эпохи юры и мела и достигало почти 0,2% во времена повышенных температур в начале палеогена, когда происходило формирование запасов каменного угля. В настоящее холодное время содержание углекислоты в атмосфере не превышает 0,03% и может повыситься вследствие деятельности человечества всего на тысячные доли процента, что несопоставимо мало по сравнению с естественными флуктуациями. Можно думать, что даже в современную эпоху вулканизм и, особенно, расцвет растительности во время потеплений оказывают большее влияние на климат, чем антропогенные воздействия.

В настоящее время планета переживает достаточно сложный, неблагоприятный для многих природных процессов период, в макромасштабе соответствующий завершению мезозойско-кайнозойского суперцикла, наступлению галактической зимы, в мезомасштабе совпадающей с переходом в деградиционную фазу голоценовой межледниковой сукцессии. Этот период можно считать суровым и для человечества как части биосферы, несмотря на то, что именно межстадиал юрмского оледенения около 40-35 тыс. лет назад явился временем становления в существенной мере под влиянием понижения температур, *Homo sapiens* как самостоятельного вида. Время перехода экосистем, находившихся в состоянии голоценового климатика, к деградации сокращается в связи с нарастающим антропогенным стрессом и наблюдающимся в настоящее время похолоданием при прогнозе на увеличение частоты наступления холодных лет в ближайшем будущем (Голиков, Скарлато, 1985). Этот процесс должен завершиться наступлением нового покровного оледенения с максимальным развитием примерно через 23 тыс. лет (Imbrie, 1985). Однако, учитывая экспоненциальное увеличение скорости сменяемости событий (Голиков, 1985), начало наступления нового ледника можно ожидать уже через 9-10 тыс. лет. Все приведенные выше соображения еще раз подчеркивают, что в настоящий деградиционный этап геологической истории планеты необходимо особенно экономно, бережно со стороны человечества относиться к природе и ее биологическим ресурсам.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипова Т. В. Распределение и численность бентоса юго-восточной части Баренцева моря в 1970 г. // Труды ПИНРО. - 1973. - Вып.33. - С.24-33.
- Антипова Т. В. Некоторые изменения бентоса Баренцева моря в связи с термическими условиями. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. - ПИНРО. - 1974. - Вып.21. - С.91-92.
- Антипова Т. В., Дегтярева А. А., Тимохина А. Ф. Многолетние изменения биомассы планктона и бентоса в Баренцевом море // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. - ПИНРО. - 1974. - Вып.21. - С.81-87.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря // Труды АзЧерНИРО. - 1949. - Вып.13 - 194 с.
- Галкин Ю. И. Многолетние изменения донной фауны Баренцева моря // Геогр.пробл. изуч. и освоения аркт. морей: Тез. докл. II Всес. конф. по геогр. и картогр. океана (Мурманск, май 1985 г.). - Л., 1985. - С.131-132.
- Галкин Ю. И. О сроках изменения границ ареалов морских донных беспозвоночных // Четвертичная палеоэкология и палеогеография сев. морей. - М., 1988. - С.68-73.

- Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten // Фауна СССР, Моллюски. - 1963. - Т.5, Вып.1. - 217 с.
- Голиков А. Н. Методы определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности // Докл. АН СССР. - 1970. - Вып.193, N 3. - С.730-733.
- Голиков А. Н. Продукционный процесс на разных структурных уровнях организации популяции // Океанология. - 1976. - Т.16, Вып.16. - С.1096-1108.
- Голиков А. Н. Моллюски *Buccininae* Мирового океана // Фауна СССР. - 1980. - Т.5, Вып.2. - 466 с.
- Голиков А. Н. Этапы и рубежи кайнозоя // Труды ЗИН АН СССР, 1985. - Т.130. - С. 31-62.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г. Особенности некоторых донных экосистем в южной части Баренцева моря и у мыса Желания (Новая Земля) // Биология моря. - 1977. - N 2. - С.63-73.
- Голиков А. Н., Голиков Н. В. Угнетение и стимуляция как фазы процесса адаптации. Вопросы теории адаптации // Труды ЗИН АН СССР. - 1987. - Т. 160. - С. 4-12.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Научные основы организации управляемых подводных хозяйств, разработанные с помощью легководолазной техники. Морские подводные исследования. - М.: Наука. - 1969. - С.60-66.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // Биология моря. - 1979. - N 4. - С.68-73.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. К познанию формирования экосистем Баренцева моря в плейстоцене. Проблемы четвертичной палеоэкологии и палеогеографии Баренцева и Белого морей. - Мурманск, 1985. - С.35-36.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Распределение и сукцессии бентосных экосистем Белого моря. Комплекс. глобал. мониторинг Мирового океана // Труды I Междунар. Симпозиума (Таллин, 2-10 окт. 1983 г.). - Л., 1985. - Т.2. - С.314-320.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А., Бужинская Г. Н., Васильев С. В., Голиков А. А., Перестенко Л. П., Сиренко Б. И. Изменения бентоса зал. Посьета (Японское море) за последние 20 лет как результат накопления органического вещества в донных отложениях // Океанология. - 1986. - Т.26, Вып.1. - С.131-136.
- Климова В. Л. Многолетние изменения в распределении моллюска *Liostoma liostoma* в заливе Петра Великого // Океанология. - 1975. - Т.15, N 3. - С.528-530.
- Климова В. Л. Закономерности распределения и межгодовые изменения донной фауны залива Петра Великого (Японское море) // I Съезд сов. океанологов. - М.: Наука, 1977. - Вып.2. - С.40.
- Кобякова З. И. О некоторых изменениях фауны в прибрежных участках залива Петра Великого Японского моря // Вестн. Лен. Гос. Университета. - 1962. - N 21. - С.63-71.
- Кондратенков А. П., Хлебович В. В. Динамика соленостной акклимации и деакклимации брюхоногого моллюска *Hydrobia ulvae*. // Биология моря. - 1981. - N 4. - С.55-58.
- Кос М. С. Уменьшение роли тепловодных элементов в планктоне залива Посьет (Японское море) // Докл. АН СССР, 1969. - Т. 184, N 4. - С.951-954.

- Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Опред. по фауне СССР. - Л.: Наука, 1981. - Вып. 126. - 477 с.
- Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. - Л.: Наука, 1981. - 112 с.
- An analysis of a stable period in Northumberland benthic fauna 1973-1980 / J. B. Buchanan, R. Brachi, G. Christi, J. J. Moore // J. Mar. Biol. Assoc. UK. - 1986. - Vol. 66, N 3. - P. 659-670.
- Boysen-Jensen P. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the Fish-Food on the Limfjord 1909-1917 // Danish Biol. St. - 1919. - Vol. 26. - P. 1-44.
- Brögger W. C. Om de seneglaciale og postglaciale nivaeforandringer i Kristianfjeldet / Norges Geol. Undersøgelse 31. - Kristiania, 1900-1901. - S. 1-731.
- Celan M. Sur l'appauvrissement de la flore algale des côtes roumaines de la mer Noire // Hidrobiologia. - 1977. - Vol. 15. - P. 61-64.
- Glémarec M. Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques // Oceanol. acta. - 1979. - N 3. - P. 365-371.
- Golikov A. N. Species and speciation in poikilothermal animals // Marine Biology. - 1973. - Vol. 21. - P. 257-268.
- Golikov A. N., Scarlato O. A. Fouling on artificial substrates as a means of increasing productivity of natural marine ecosystems // Ecology of fouling communities. - Beaufort, North Carolina, 1975. - P. 181-196.
- Golikov A. N., Tzvetkova N. L. The ecological principle of evolutionary reconstruction as illustrated by marine animals // Marine Biology. - 1972. - Vol. 14, N 1. - P. 1-9.
- Hayashi J. Ecology and distribution of macrobenthic animals on muddy ground in Maidzuru bay (Japan) // J. Oceanogr. Soc. Japan. - 1978. - Vol. 34, N 1. - P. 34-35.
- Imbrie J. A theoretical framework for the pleistocene ice ages // J. Geol. Soc. London. - 1985. - P. 417-432.
- Josefson A. B., Rosenberg R. Long-term soft-bottom faunal changes in three shallow fjords, West Sweden // Neth. J. Sea Res. - 1988. - Vol. 22, N 2. - P. 149-159.
- Kinne O. Irreversible non-genetic adaptation // Comp. Biochem. Physiol. - 1962. - Vol. 5. - P. 265-282.
- Kinne O. Non-genetic adaptation to temperature and salinity // Helgolander Wiss. Meeresunters. - 1964. - Bd 9. - S. 433-458.
- Lewin R. An lopsided look at evolution // Science. - 1988. - Vol. 241, N 4863. - P. 291-293.
- Rachor E. Faunenverarmung in einem Schlickgebiet in der Nahe Helgolands // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. - 1977. - Vol. 30, N 1-4. - P. 633-651.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. - Urbana Univ.: Illinois Press, 1963. - 177 pp.
- Southward A. J., Butler E. I., Pennycuik L. Recent cyclic changes in climate and in abundance of marine life // Nature. - 1975. - Vol. 253, N 5494. - P. 714-717.

УДК 551.46:574.52:591.52411(265.1)

М. Г. Карпинский

ФОРМИРОВАНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ДОННОЙ ФАУНЫ У БЕРЕГОВ ПЕРУ

К условиям среды обитания, определяющим развитие донной фауны, относятся содержание органического вещества и гранулометрический состав осадков, температура, соленость, концентрация кислорода и других гидрохимических характеристик в придонных слоях воды, количество органического взвеси, планктона и рыб, особенности придонной гидродинамики и ряд других факторов.

Данные о распределении каждого из них возможно получить в ходе комплексной съемки, одновременно со сбором гидробиологического материала. Однако это требует привлечения многих специалистов и специальной техники и дает картину, наблюдаемую только в момент съемки. На бетонные же организмы наибольшее влияние оказывают условия среды в момент осадения личинок, а также общие суммарные условия. Кроме того, полученная информация о распределении различных факторов никак не связана между собой. Поэтому специалисту-гидробиологу для получения по возможности полного представления приходится проводить подробный анализ и моделирование возможных физических процессов, происходящих у дна, основанные на литературных материалах и данных, полученных во время экспедиции.

Рассмотрим такое исследование на примере прибрежных вод Перу. Здесь, в зоне Перуанского течения, происходит интенсивный подъем вод - планетарный или климатический апвеллинг, многократно увеличивающий продуцирование органического вещества, которое вызывает дефицит кислорода у дна и в подповерхностном течении Гюнтера. В зависимости от геоморфологического строения подводной окраины континента, в придонные слои приходят различные воды, формируются различные осадки. Кроме того, накладываются местные особенности.

Геоморфологическое строение подводной окраины Перу наиболее подробно описано Д. Е. Гершановичем (Gershanovich, 1972). Не вдаваясь в подробности, отметим наиболее существенные детали. По ширине и геоморфологическим

* В ходе работы использовался значительно больший объем литературных источников, но размер статьи вынуждает оставить основные.