

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.

Brøgger W. C. Om de sen-glaciale og post-glaciale nivaforandringer i Kristianifjeldet / Norges Geol. Undersogelse 31. - Kristiania, 1900-1901. - S.1-731.

Célan 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 органической 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 бентоносные же организмы наибольшее влияние оказывают условия среды в момент осаднения 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.



особенностям весь шельф разделяется на шесть районов. Самый северный связан с шельфом залива Гуаякиль и продолжается на юг примерно до 4° ю.ш., его ширина - от 40 миль на севере до 12 на юге. Второй шельфовый район (4°-6°30' ю.ш.) неоднороден по строению и рельефу: в центре, от 4°40' до 5°40' ю.ш., где шельф расширяется и находятся бухты Пайта и Сечура, поверхность дна на глубинах 50-120 м ровная; южнее и севернее шельф очень узок, с большими уклонами дна и сильным расчленением внешнего края. Площадь третьего района (6°30'-10° ю.ш.) - около 40000 км<sup>2</sup>, составляет примерно половину площади Перуанского шельфа, наиболее развиты глубины от 50 до 120 м, а ширина его составляет 40-60 миль. Севернее 9° ю.ш. внешний край шельфа расчленен, южнее - ровный. Сочленение третьего и четвертого шельфовых районов у 10° ю.ш. происходит в виде горизонтального уступа, ширина шельфа уменьшается почти вдвое и не превышает 20-30 миль, а глубина увеличивается постепенно и равномерно. Южнее 13°40' ю.ш. вновь происходит резкое уменьшение ширины шельфа, до 10-13 миль. Наконец, в шестом районе, от 15°15' до 18° ю.ш., на протяжении более 300 миль шельф очень узок, в несколько миль, и имеет лишь некоторые расширения на отдельных участках у 17-18° ю.ш.

Континентальный склон у побережья Перу отличается большой сложностью рельефа. Почти на всем протяжении он изрезан многочисленными подводными каньонами, часто чередующимися с подводными гребнями и скалистыми выступами, в особенности от края шельфа до глубины 1500 м. Глубже крутизна склона возрастает и поперечный профиль континентального склона оказывается выпуклым.

Основную роль в формировании условий среды у берегов Перу играют особенности циркуляции вод или гидрологические условия. Вдоль континента, с юга на север, проходит интенсивное Перуанское прибрежное течение, являющееся продолжением Южнотихоокеанского, повернувшего из района 40-х широт на север. Оно проходит рядом с побережьем и, так как ширина его составляет 140-250 миль, а основной перенос осуществляется в слое 100-0 м, омывает все верхние горизонты неширокого с восточной стороны Америки шельфа. Объем переноса, а соответственно и скорость течения значительно изменяется по сезонам, летом он вдвое больше, чем зимой. У Перуанского побережья скорость течения изменяется в различных частях на участке от 15 до 18° ю.ш. она высока, затем снижается и опять возрастает после 10-12° ю.ш.

Около 5-6° ю.ш. течение поворачивает на запад и переходит в Южное пассатное течение (Берман, 1969, 1976).

Северное побережье Перу омывает течение Эль-Ниньо, входящее в систему экваториального круговорота. Обычно оно поворачивает на запад около 5-6° ю.ш., но в отдельные годы, при ослаблении Перуанского прибрежного течения, распространяется на юго-восток вдоль побережья Перу и переносит воды с высокой температурой и низкой соленостью до 10°, а в некоторые годы до 14° ю.ш., создавая положительную аномалию температуры (Берман, 1969).

Проходящее вдоль побережья в слое 100-500 м Перуано-Чилийское подповерхностное противотечение, или течение Гюнтера, следует на юг под Перуанским прибрежным течением и является продолжением Экваториального подповерхностного (Кромвелла) течения (Берман, 1976; Wooster, Gilmartin, 1961).

Наибольшее влияние на повышение биопродуктивности Перуанского района оказывает вертикальная циркуляция вод. Процесс подъема глубинных вод, называемый климатическим или фоновым апвеллингом, характерен для периферической части субтропических круговоротов, наиболее сильно развит у западных побережий материков, где в результате совпадения направления течения и преобладающих пассатных ветров вдоль береговой линии, происходит экмановский перенос, направленный в сторону океана и вызывающий подъем глубинных вод (Лафонд, 1974; Ичие, 1974). Подробно этот процесс рассмотрен Свердрупом (Sverdrup, 1938) на примере Калифорнийского течения. Кроме того, поперечная неоднородность поля ветра, особенно в северной части (Самойленко, 1970) оказывает сгонное действие на прибрежные воды, вызывая компенсаторный подъем вод, усиливающий апвеллинг экмановского переноса, именуемый локальным апвеллингом. Подробный анализ показал, что подъем вод сходного с Перуанским Бенгельского локального апвеллинга на участках с широким шельфом происходит в придонном слое (Bang, 1971; Hart, Currie, 1960), а у берегов Перу выход к поверхности глубинных вод - в десятикилометровой прибрежной зоне (Smith, 1971).

Подъем вод неодинаков в различных частях побережья Перу. В северной части, у 4-6° ю.ш., его практически нет. Между 6 и 8° ю.ш. подъем вод сильнее, чем в какой-либо другой части побережья благодаря пологости и ширине шельфа, максимальные вертикальные скорости 5-7 м в месяц наблюдались на глубине менее 100 м. В районе 8-14° ю.ш. - сильный подъем с такими же скоростями, который ограничен глубиной 250 м, но скорость вертикального движения меняется от места к месту, иногда подъем не обнаруживается вовсе и на

\* Сезоны Южного полушария.



шельфе располагаются воды с более высокими температурами. Район 14-16° ю.ш., где был обнаружен центр подъема вод у 15° ю.ш., характеризуется самыми низкими температурами у берегов Перу. Южнее подъем вод происходит, но не столь интенсивно (Берман, 1969; Wyrтки, 1963). Перуанские исследователи (Zuta, Guillen, 1970; Zuta, Urquizo, 1972) также выделяют два места наиболее интенсивного апвеллинга: у Салаверри (8° ю.ш.) и Сан-Хуана (15° ю.ш.) по пятнам относительно холодной воды, постоянным во все сезоны.

Кроме данных о гидродинамической активности вод, важную роль для всех организмов играют физико-химические свойства воды, наиболее полно отраженные в понятии водных масс (Добровольский, 1960). В названиях водных масс Перуанского района не существует единства (Берман, 1969, 1976; Бурков и др., 1971; Галеркин, 1982; Wyrтки, 1967), однако они выделяются по одним и тем же признакам, поэтому идентифицировать их не составляет труда. Приводимое ниже описание сделано в соответствии со всеми этими работами, названия водных масс взяты из работ И.С. Бермана, несколько изменившего терминологию К. Виртки.

В северной части прибрежных вод Перу в слое 50-0 м находятся экваториальные поверхностные воды с соленностью менее 35‰ и температурой выше 20°C. Вторжение именно этих вод южнее 6° ю.ш. вызывает явление Эль-Ниньо. Граница со следующей тропической поверхностной водной массой выражена столь сильно, что образует экваториальный фронт у 5-6° ю.ш. с резким градиентом соленности и температуры. Воды с соленностью 35‰ и более и температурой около 20°C выделяются как переходные от экваториальных к субтропическим поверхностным водам, хотя различия между ними и субтропическими водами невелики. Соленность последних более 35‰, а температура 17-20°C, но может колебаться от 15 до 28°C. Северная граница вод, которую проводят по изогалине 35‰, находится около 10° ю.ш. и выражена неявно, южная - вне пределов исследуемого района. Толщина слоя поверхностных вод у берегов Перу составляет около 50 м.

Подповерхностные воды Перуанского района формируются в центральной части южнотихоокеанского антициклонического круговорота, а затем переносятся течением в сторону экватора, где несколько трансформировавшись, образуют экваториальные подповерхностные воды. С экваториальным подповерхностным (Кромвелла) противотечением эти воды поступают в восточную тропическую часть Тихого океана, откуда поворачивают на юг и с противотечением Гюнтера переносятся в Перуанский район. При прохождении восточной тропической части температура и соленность этих вод изменяются мало (12-14°C и 34,7‰ в слое

ядра), однако из-за резкой стратификации и высокой биологической продуктивности поверхностных вод резко, до 0,2 мл/л и менее, падает содержание растворенного кислорода. Нижняя граница вод, начинающихся прямо под поверхностными, находится на глубине 300-400 м.

Подповерхностные воды умеренной климатической зоны с температурой менее 15°C и соленностью 34-34,5‰ проникают на север в потоке Перуанского прибрежного течения. Вследствие сезонной изменчивости интенсивности Перуанского течения, зимой воды доходят на север до 18-20° ю.ш., а летом - до 14-15° ю.ш., т.е. проникают в Перуанский район, где вклиниваются между поверхностными экваториальными и подповерхностными водами.

Глубже, под экваториальными подповерхностными водами до глубин около 1500 м расположена антарктическая промежуточная водная масса. Соленность снижается до 34,2-34,6‰, температура - до 5-6°C в ядре слоя.

На рис.1 приводится схема распределения водных масс и основных течений на разрезе вдоль Перуанского побережья. Аналогичные схемы приводились ранее Н.В. Париным (1971) и В.Н. Семеновым и И.С. Берманом (1977), но в каждом исследовании решались разные задачи и на разном материале, что привело к некоторым расхождениям.

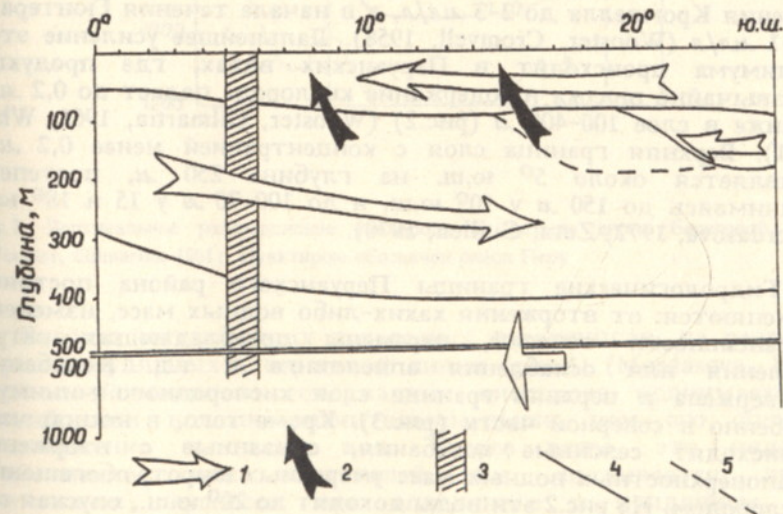


Рис.1. Схема структуры водных масс в районе Перу: 1 - течения; 2 - районы наиболее интенсивных апвеллингов; 3 - Экваториальный фронт; 4 - граница водных масс; 5 - граница сезонной модификации водных масс



Особенности циркуляции определили и особенности гидрохимического режима Перуанских вод. Апвеллинг выносит к поверхности вместе с глубинными водами содержащиеся в них биогенные элементы. Подъем вод идет вблизи дна и к поверхности выносятся также биогенные элементы осадков, освобождающиеся там в результате разложения органического вещества (Бордовский, Доманов, 1980; Goering, Ramatmat, 1971). Так, в зоне интенсивного апвеллинга у 8 и 15° ю.ш. на вертикальных разрезах изолинии биогенных элементов повторяют токи, возникающие при подъеме вод, фиксируют увеличение их концентраций при контакте с дном, а при выходе на поверхность - значительное, в 4-10 раз и более, обогащение поверхностных вод (Богоявленский, Шишкина, 1971; Бордовский и др., 1980; Сапожников, 1982).

Вторая гидрохимическая особенность Перуанских вод - резкий дефицит кислорода в подповерхностных слоях - естественным образом вытекает из первой: огромное количество органического вещества, продуцированного в поверхностных слоях, после гибели организмов оседает в подповерхностные слои, где и окисляется. Особенно ярко это проявляется с подповерхностными водами: резкая стратификация, затрудняющая обмен с верхними слоями и большое количество органического вещества снизили содержание кислорода в водах течения Кромвелла до 2-3 мл/л, а в начале течения Гюнтера до 0,5-1 мл/л (Wooster, Cromvell, 1958). Дальнейшее усиление этого минимума происходит в Перуанских водах, где продукция чрезвычайно высока и содержание кислорода падает до 0,2 мл/л и ниже в слое 100-400 м (рис.2) (Wooster, Gilmartin, 1961; White, 1971). Верхняя граница слоя с концентрацией менее 0,2 мл/л появляется около 5° ю.ш. на глубине 250 м, постепенно поднимаясь до 150 м у 10° ю.ш. и до 100-70 м у 15 и 18° ю.ш. (Mordasova, 1972; Zuta, Guillen, 1970).

Гидрологические границы Перуанского района постоянно изменяются: от вторжения каких-либо водных масс, изменения интенсивности течений, перемены преобладающих ветров, усиления или ослабления апвеллинга и т.д. Колебаниям подвержена и верхняя граница слоя кислородного минимума, особенно в северной части (рис.3). Кроме того, в южной части происходят сезонные колебания, связанные с вторжением подповерхностных водных масс умеренных широт, обогащенных кислородом. На рис.2 эти воды доходят до 20° ю.ш., опуская слой кислородного минимума до 200 м, так как съемка происходила

зимой; в летнее время они доходят до 14-15° ю.ш., соответственно заглабливая слой кислородного минимума.

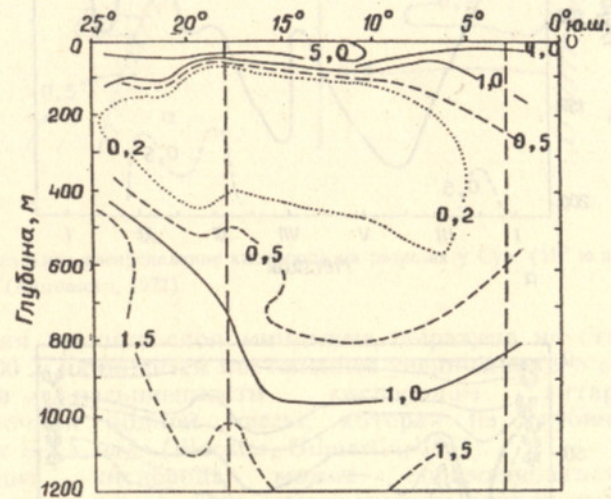


Рис.2. Вертикальное распределение кислорода на разрезе вдоль береговой линии (Wooster, Gilmartin, 1961). Пунктиром обозначен район Перу

В зонах интенсивных локальных апвеллингов, на разрезах, перпендикулярных к береговой линии (рис.4) (Mordasova, 1972), слой с пониженным содержанием кислорода поднимается с придонными водами значительно выше, чем его обычное расположение в толще вод. Скорее всего, это явление, существенное для обитателей дна, вызывается двумя причинами: переносом при апвеллинге в придонном слое глубинных вод и тем, что опускающееся органическое вещество собирается у дна.



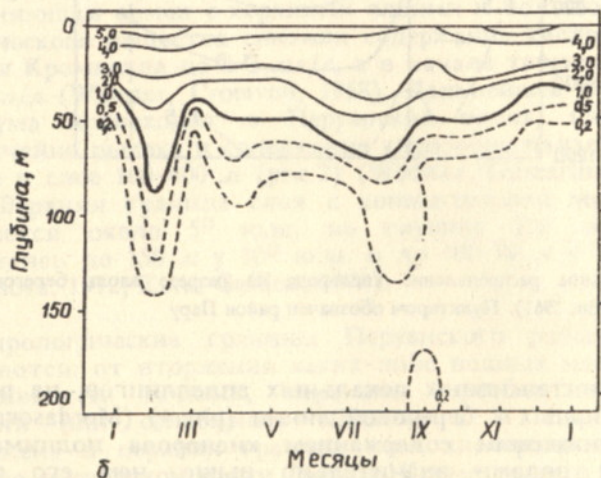
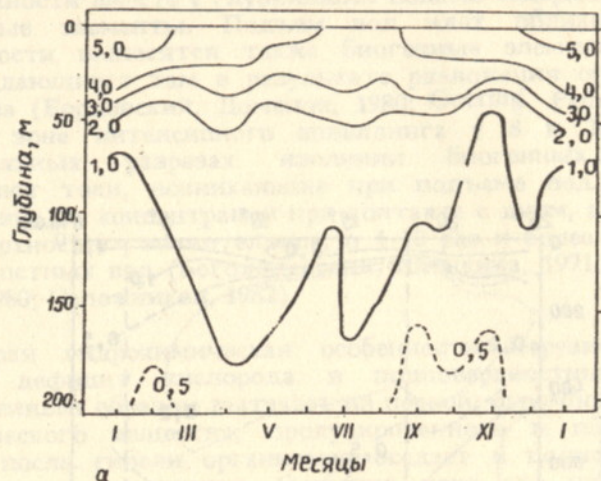


Рис.3. Вертикальное распределение кислорода,  $мл/л$  в течение года в районе  $6^{\circ}$  (а) и  $12^{\circ}$  ю.ш. (б) (по Zuta, Guillen, 1970)

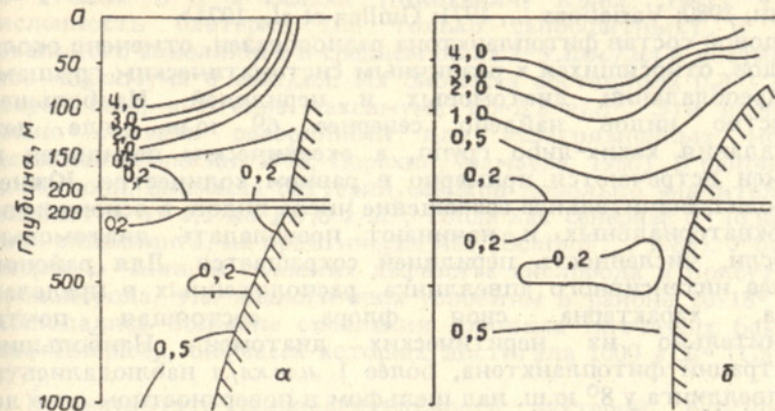


Рис.4. Вертикальное распределение кислорода на разрезах у Суэ (11° ю.ш., а) и Этена (7° ю.ш., б) (Mordasova, 1972)

Нижняя граница слоя минимума выражена не столь четко. Глубже 400 м начинается постепенное увеличение его содержания благодаря насыщенности кислородом антарктической промежуточной водной массы, которая на глубине 1000 м достигает 1-1,5  $мл/л$  (Wooster, Gilmartin, 1961).

Дефицит кислорода может образовываться и в поверхностных водах. Это происходит в районе интенсивного апвеллинга у  $8^{\circ}$  ю.ш. после обильного "цветения" над небольшими глубинами и сопровождается сероводородным заражением (Sellner et al., 1983). Однако такие пятна недолговечны, так как быстро размываются течением.

Вследствие выноса апвеллингом в эвфотическую зону комплекса биогенных элементов, лимитирующих развитие фитопланктона, резко повышается первичная продукция. При этом в непосредственной близости от зоны интенсивного апвеллинга, несмотря на наличие высоких концентраций биогенных элементов в пятнах только что поднявшейся "голубой воды", первичная продукция сравнительно невелика. В то же время в пятнах цветения, развивающихся на некотором удалении от зон поднятия вод, величина продукции фитопланктона составляет 1-2 г органического углерода (С) в 1  $м^3$  в сутки в поверхностном слое воды и 7-9, а в отдельных районах до 10-12 г С в столбе воды под 1  $м^2$ . Это соответствует новообразованию более 100 г сырого органического вещества в



сутки (Ведерников, Стародубцев, 1971; Сорокин, 1978; Корсак, Сорокин, 1980; Variations ..., 1971; Guillen et al., 1971).

Видовой состав фитопланктона разнообразен, отмечено около 350 видов, относящихся к различным систематическим группам, при преобладании диатомовых и перидиней. Наибольшее количество видов найдено севернее 6° ю.ш., где нет преобладания каких-либо групп, а океанические перидиней и диатомей встречаются примерно в равном количестве. Южнее происходит значительное сокращение числа видов, в основном за счет экваториальных и начинают преобладать диатомовые водоросли, численность перидиней сокращается. Для районов наиболее интенсивного апвеллинга, расположенных в пределах шельфа, характерна своя флора, состоящая почти исключительно из неритических диатомей. Наибольшие концентрации фитопланктона, более 1 млн.кл./л наблюдались в зоне апвеллинга у 8° ю.ш. над шельфом в поверхностном слое до 20 м и у 15° ю.ш., где количество клеток в литре достигало 2 млн. (Семина, 1971; Суханова и др., 1978; Ратькова, 1980; Blasco, 1971).

Вновь образованное органическое вещество включается в энергетический поток достаточно сложной экосистемы Перуанского апвеллинга (Михеев, 1978; Сорокин, 1978; Суханова, Михеев, 1977; Шушкина, Кисляков, 1975; Шушкина и др., 1978 и многие другие). Сбалансированность сообществ, очень низкая в центре локального апвеллинга, по мере удаления от берега постепенно повышалась. Основными потребителями фитопланктона являются представители мезо- и макрозоопланктона и анчоусы. Об интенсивности выедания свидетельствует тот факт, что при слежении в течение пяти суток за развитием фитопланктона в пятне поднявшейся воды отмечается существенное снижение количества клеток и хлорофилла в ночных пробах по сравнению с дневными и то, что эти показатели после трех суток стали уменьшаться, хотя концентрация биогенных элементов была еще высока (The production ..., 1971). Количество зоопланктона у берегов Перу, особенно в районах интенсивных апвеллингов велико: 400-800 мг/м<sup>3</sup> и более или 50-80 и до 114 г под 1 м<sup>2</sup> в 500-метровом слое (Волков, 1970; Тимонин и др., 1979). Такие планктонные сообщества именуются гиперτροφными (Виноградов, 1975).

Фито-, зоопланктон и рыбы после гибели вместе с продуктами собственного метаболизма подвергаются деструктивной деятельности бактерий, происходящей в толще вод, на поверхности и в толще осадка. В районе Перуанского апвеллинга количество сапрофитных бактерий в толще воды колеблется от 1 до 500 экз/40 мл воды, наибольшее их количество приходится на слой кислородного минимума (Крисс, Мицкевич, 1970; Мицкевич и др., 1979), а в осадках шельфа и склона от 1000

до 1 млн. в 1 г осадка (Мицкевич, Крисс, 1971). Общая численность бактерий (не только сапрофитных) в пятне локального апвеллинга в среднем была 2-3 млн./мл и достигала в слое максимума 6 млн./мл. Их биомасса составляла 0,3-1,2 г/м<sup>3</sup> (сырой вес), а в слое максимума 1,5-2,3 г/м<sup>3</sup>. Эти величины можно считать рекордными для незагрязненных морских бассейнов (Сорокин, 1978; Сорокин, Мамаева, 1980). В районе от 6 до 10° ю.ш. биомасса бактерий осадков довольно значительна и колеблется от 0,1 до 107,6 г/м<sup>2</sup>, тогда как севернее 6° ю.ш., вне зоны апвеллинга, их практически нет (Benthos ..., 1983). У берегов северного Чили, в условиях дефицита кислорода и присутствия сероводорода, т.е. аналогичных условиям в районе 10-18° ю.ш., наблюдались большие скопления длинных нитчатых бактерий рода *Thioploca*, биомасса которых достигала 1000 г/м<sup>2</sup> (Gallardo, 1977).

В результате жизнедеятельности бактерий, окисляющих оседающее органическое вещество, в подповерхностных водах и у дна образуется слой кислородного минимума и выделяется свободный сероводород (рис.5,Б).

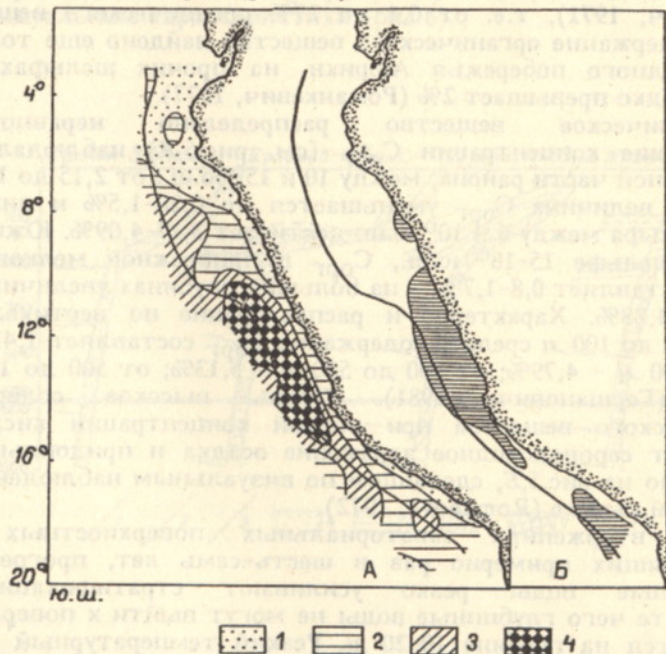


Рис.5. Карты-схемы распределения: А -  $C_{орг}$ , % (Гершанович, 1981): 1 - менее 1; 2 - 1-3; 3 - 3-5; 4 - более 5; Б - распределение сероводородного заражения (Romanova, 1972). Ширина шельфа увеличена в 3-4 раза, сплошная линия - изобата 200 м



Тем не менее, значительная часть органического вещества не успевает полностью минерализоваться и захоранивается в донных осадках шельфа и склона Перу (Rosenberg et al., 1983; Rowe, 1971; Walsh et al., 1971; Walsh, 1981).

Для донных осадков Перуанского шельфа южнее 6° ю.ш. характерны три отличительные особенности. Во-первых, почти полное отсутствие карбонатных осадков из-за нарушения при апвеллинге уровня карбонатной компенсации (Ляфонд, 1974); во-вторых, преобладание пелитовых фракций и, в третьих, чрезвычайно высокое содержание органического вещества. Две последние особенности прямо связаны со сверхвысокой продукцией вод: осадки представлены в основном диатомовыми илами. Только севернее 6° ю.ш. в осадках преобладают форамениферовые пески, а процентное содержание органического углерода в воздушно-сухом осадке ( $C_{орг}$ ) составляет не более 1% (Гершанович, Колюхов, 1975, 1980; Гершанович, 1981).

Накопление органического вещества на шельфе Перу необычайно высоко:  $C_{орг}$  колеблется от 0,20 до 11,63% (Гершанович, 1981) (см. рис.5,Б) и даже до 14% (Романкевич, Урбанович, 1971), т.е. от 0,4 до 27% органического вещества. Такое содержание органического вещества найдено еще только у юго-западного побережья Африки, на прочих шельфах  $C_{орг}$  крайне редко превышает 2% (Романкевич, 1977).

Органическое вещество распределено неравномерно. Наибольшие концентрации  $C_{орг}$  (см. рис.5,А) наблюдались в центральной части района, между 10 и 15° ю.ш.: от 2,15 до 11,63%. Севернее величина  $C_{орг}$  уменьшается до 0,20-1,5% и лишь по краю шельфа между 6 и 10° ю.ш. достигает 3,17-4,09%. Южнее, на крутом шельфе 15-18° ю.ш.,  $C_{орг}$  в прибрежной мелководной части составляет 0,8-1,7%, а на больших глубинах увеличивается до 2,83-4,28%. Характерно и распределение по вертикали: на глубинах до 100 м среднее содержание  $C_{орг}$  составляет 1,43%; от 100 до 300 м - 4,79%; от 300 до 500 м - 5,13%; от 500 до 1500 м - 2,54% (Гершанович, 1981). Столь высокое содержание органического вещества при низкой концентрации кислорода вызывает сероводородное заражение осадка и придонных вод, что видно на рис.5,Б, сделанном по визуальным наблюдениям в бентосной съемке (Romanova, 1972).

При вторжениях экваториальных поверхностных вод, происходящих примерно раз в шесть-семь лет, прогретые и опресненные воды резко усиливают стратификацию, в результате чего глубинные воды не могут выйти к поверхности и остаются на глубине 10-20 м. Резкий температурный скачок делает недоступными биогенные элементы для диатомовых водорослей и в массовом количестве развиваются один-два вида перидиней (динофлагеллят) или простейших - так называемый

"красный прилив", вызывающий массовые отравления (Ратькова и др., 1980). Последствия носят катастрофический характер: разрушается экосистема прибрежных вод, основанная на высокой продуктивности, происходит массовая гибель морских организмов - планктона, анчоусов, морских птиц и зверей. Вместе с тем, снижение продуктивности должно ослабить дефицит кислорода в придонных водах и способствовать развитию донной фауны.

Имея весь этот материал, можно сделать попытку реконструкции условий существования донной фауны у берегов Перу.

Так как распределение важнейших экологических факторов донного биотопа определяется структурой и циркуляцией вод и рельефом шельфа, неудивительно, что они во многом совпадают. Совпадение усиливается также взаимным влиянием факторов друг на друга. Наиболее резкие изменения количественных показателей факторов среды происходили около 6, 10 и 15° ю.ш. Основываясь на этом, весь исследованный шельф разделяется на четыре района, имеющие свои, достаточно индивидуальные характеристики (рис.6).

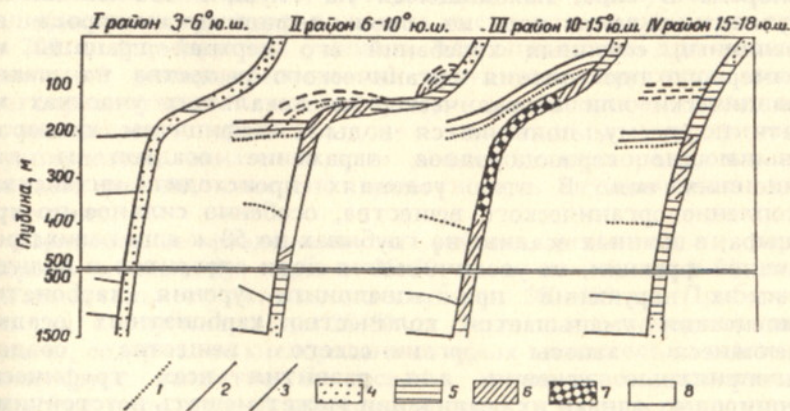


Рис.6. Распределение придонного кислорода ( $mg/l$ ) и  $C_{орг}$  (%) в осадке по каждому району (схема).

Изоксигена: 1 - 0,2; 2 - 0,5; 3 - 1 (пунктир - спорадические и периодические изменения  $C_{орг}$ ); 4 - менее 1; 5 - 1-3; 6 - 3-5; 7 - более 5; 8 - нет данных



Основное отличие первого шельфового района, расположенного от северных границ вод Перу до 5-6° ю.ш., в том, что воды, омывающие его, относятся к системе экваториального круговорота и отделяются от всей системы Перуанского течения ярко выраженным экваториальным фронтом. Так как продукция невелика, невелико и количество органического вещества в осадке, слабо выражен кислородный минимум, находящийся вне пределов шельфа, на глубине 250-300 м. В донных осадках преобладают крупнозернистые песчаные фракции, велика доля карбонатных осадков. Сложность геоморфологического строения создает разнообразие микрорельефа, что влияет на степень активности придонных вод и создает различные условия для осадконакопления. Поэтому в пределах биотопа возникает разнообразие экологических ниш для существования различных жизненных форм.

Южнее, от 6 до 10° ю.ш., расположен второй шельфовый район. Он, как и все последующие, омывается водами, входящими в систему Перуанского течения и относящимися к антициклоническому субтропическому круговороту Южного полушария. В его пределах происходит постоянный подъем вод - апвеллинг. Здесь наблюдается чрезвычайно высокая продукция фитопланктона, которая вызывает повышение содержания органического вещества в осадках и усиливает дефицит кислорода в слое, находящемся на глубине 250-400 м. Как результат выноса вод из слоя дефицита кислорода при апвеллинге, сезонных колебаний его верхней границы или чрезмерного поступления органического вещества на шельфе периодически или спорадически, на локальных участках или почти по всему, появляются воды с дефицитом кислорода, вызывающие сероводородное заражение осадков и даже придонных вод. В этих условиях происходит интенсивное накопление органического вещества, особенно сильное по краю шельфа; в донных осадках на глубинах до 50 м еще велика роль песчаной фракции, но увеличивается доля алевритов и пелитов, а из-за нарушения при апвеллинге уровня карбонатной компенсации уменьшается количество карбонатных осадков. Имеющиеся запасы органического вещества создают благоприятные условия для развития всех трофических группировок, однако их реализации может мешать неустойчивый кислородный режим.

Следующий, третий район, от 10 до 15° ю.ш., резко отличается от соседних. Дефицит кислорода и сероводородное заражение наблюдаются здесь практически по всему шельфу, опускающемуся довольно равномерно, без преобладания каких-либо глубин. Воды слоя кислородного минимума (менее 0,2 мл/л) подходят к нижнему краю шельфа, к горизонту 100-150 м и,

увлекаемые придонными течениями при апвеллинге, разносятся почти по всему шельфу; лишь в поверхностных слоях они насыщаются кислородом за счет фотосинтезирующего фитопланктона. Образованию дефицита кислорода способствует также оседание большого количества органического вещества, продуцируемого здесь или снесенного течением от интенсивного апвеллинга у 15° ю.ш. Чрезвычайно велико содержание органического вещества в осадках:  $C_{орг}$  в среднем составляет 4-8%, достигая 11-14%. В сравнении с предыдущими районами, содержание песчаной и алевритовой фракций в донных осадках уменьшается, количество пелитов возрастает. Хотя количество пищи для донных организмов велико и разнообразно, существовать здесь может крайне ограниченное число животных, способных переносить постоянный недостаток кислорода.

Самый южный, четвертый район, от 15° ю.ш. до конца Перуанских вод, отличается узостью и крутизной шельфа. Слой кислородного минимума расположен на глубинах от 100-130 до 300-400 м в зимний период и от 200 м - в летний. В зоне кислородного минимума идет накопление органического вещества ( $C_{орг}$  составляет 2-5%) и пелитов в осадке, тогда как в зоне с достаточным количеством кислорода велика роль песчаной фракции, а  $C_{орг}$  составляет 0,8-1,5%. В летний период происходит вторжение подповерхностных вод умеренных широт, насыщенных кислородом, в результате чего образуется сезонная модификация структуры вод, а на части дна с глубинами от 100 до 200 м формируются условия, благоприятные для развития эфемерной оппортунистической популяции. Крутизна шельфа благоприятствует сестонофагам, а большое количество органического вещества - остальным трофическим группировкам, однако в зоне дефицита кислорода, как и в третьем районе, способно существовать ограниченное число животных.

Приведенное разделение на районы относится в первую очередь к шельфу глубже 25-50 м и самой верхней части континентального склона, до глубины 300-400 м. Прибрежные участки с глубинами до 25-50 м омываются поверхностными водами, содержание кислорода в которых значительно выше и не лимитирует развитие бентоса, а количество органического вещества и пелитовой фракции в осадках всегда ниже, чем на больших глубинах. Значимость изменений, происходящих на малых глубинах у границ выделенных районов, оценить трудно, поэтому сложно сказать, относятся ли прибрежные участки к выделенным районам или образуют свою, отдельную зону, мало зависящую от того, что происходит глубже.

Глубже 300-400 м содержание кислорода в придонных водах распределено равномерно, постепенно повышаясь с глубиной и



ничем не напоминает шельфовые районы. Континентальный склон в верхней своей части изрезан многочисленными подводными каньонами, чередующимися с гребнями и выступами, что создает разнообразные условия осадконакопления. При достаточном количестве кислорода основным фактором выступает содержание органического вещества в осадке. Его поступление зависит от интенсивности продуцирования в поверхностном слое и пути доставки ко дну. Районы наибольшей продуктивности соответствуют местам наиболее интенсивного апвеллинга - у 8 и 15° ю.ш. Однако у 8° ю.ш. из-за большой ширины шельфа основная продукция образуется над его краем, тогда как у 15° ю.ш., в районе с узким шельфом, основная продукция синтезируется над большими глубинами, где и захоранивается в осадках, тем более что слой кислородного минимума способствует лучшему сохранению органического вещества. В результате содержание органического вещества в осадках в районе 13-16° ю.ш. значительно выше, чем у 7-9° ю.ш.

Результаты исследования влияния вышеперечисленных условий среды на развитие и распределение донной фауны опубликованы (Карпинский, 1985).

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Берман И. С. Гидрология Перуанского течения // Мировое рыболовство. - 1969. - Т.11. - С.22-37.

Берман И. С. Океанологические условия формирования биопродуктивности юго-восточной части Тихого океана // Труды ВНИРО. - 1976. - Т.112. - С.37-49

Богоявленский А. Н., Шишкина О. В. Основные черты гидрохимии Перуано-Чилийского района // Труды ИО АН СССР. - 1971. - Т.89. - С.96-105.

Бордовский О. К., Доманов М. М. Обмен биогенными элементами на границе вода-дно на шельфе // Экосистемы пелагиали Перуанского района. - М.: Наука, 1980. - С.49-57.

Бордовский О. К., Доманов М. М., Федиков Н. Ф. Обмен биогенными элементами на границе дно-вода в прибрежной зоне Перу // Океанология. - 1980. - Т.20, вып.4. - С.645-650.

Бурков В. А., Панфилова С. Г., Моисеев Л. К., Зубин А. Б. Течения и водные массы юго-восточной части Тихого океана // Труды ИО АН СССР. - 1971. - Т.89. - С.9-32.

Ведерников В. И., Стародубцев Е. Г. Первичная продукция и хлорофилл в юго-восточной части Тихого океана // Там же. - С.33-42

Виноградов М. Е. Эль-Ниньо разрушает экосистему прибрежных вод // Природа. - 1975. - N 7. - С.32-37

Волков А. Ф. Некоторые результаты исследования планктона юго-восточной части Тихого океана // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. - Владивосток, 1970. - С.142-156.

Галеркин Л. И. Климатические и гидрологические характеристики Тихого океана // Тихий океан. - М.: Мысль, 1982. - С.15-96.

Гершанович Д. Е. Зональность распределения прибрежных апвеллинговых осадков в Мировом океане // Климатическая зональность и осадкообразование. - М.: Наука, 1981. - С.73-85

Гершанович Д. Е., Колюхов А. И. Седиментогенез в зоне перуанского течения // Островные шельфы тропической зоны океана. - М.: ИО АН СССР, 1975. - С.169-181.

Гершанович Д. Е., Колюхов А. И. Современное осадкообразование в зоне Перуанского течения // Современные проблемы геологии морей и океанов. - М.: Наука, 1980. - С.48-58.

Добровольский А. Д. Об определении водных масс // Океанология. - 1961. - Т.1., вып.1. - С.12-24.

Ичиче Такаши Экмана спираль // Океанографическая энциклопедия. - Л.: Гидрометеиздат, 1974. - С.597-598.

Карпинский М. Г. Особенности распределения бентоса на подводной окраине Перу. - М.: ОНТИ ВНИРО, 1985. - 78 с.

Корсак М. Н., Сорокин Ю. И. Первичная продукция и особенности ее образования // Экосистемы пелагиали Перуанского района. - М.: Наука, 1980. - С.81-94.

Крисс А. Е., Мицкевич И. Н. Количественное распределение гетеротрофных бактерий в экваториально-тропической зоне Тихого океана // Микробиология. - 1970. - Т.39. - С.1087-1094.

Лафонд Е. К. Апвеллинг // Океанографическая энциклопедия. - Л.: Гидрометеиздат, 1974. - С.20-22.

Михеев В. Н. Пространственно-временные характеристики планктонного сообщества Перуанского апвеллинга // Автореф. дис. канд. биол. наук. - М., 1978. - 16 с.

Мицкевич И. Н., Крисс А. Е. Микрофлора грунтов Перуано-Чилийской (Атакамской) впадины в Тихом океане // Микробиология. - 1971. - Т.40, N 1. - С.158-165.

Мицкевич И. Н., Крисс А. Е., Девяткова Г. Н., Ступакова Т. П. Закономерности распределения микрофлоры в воде открытых областей Тихого океана // Тез. докл. на XIV Тихоокеанском научном конгр. - М., 1979. - Т.3. - С.281-283.

Парин Н. В. Некоторые черты распределения глубоководных пелагических рыб в зоне Перуанского течения // Труды ИО АН СССР. - 1971. - Т.89. - С.81-95.

Ратькова Т. Н. Распределение численности и биомассы фитопланктона // Экосистемы пелагиали Перуанского района. - М.: Наука, 1980. - С.66-81.

Ратькова Т. Н., Сорокин Ю. Т., Туманцева Н. И. Характеристика "красного прилива" // Там же. - С.94-103.

Романкевич Е. А. Геохимия органического вещества в океане. - М.: Наука, 1977. - 256 с.



Романкевич Е. А., Урбанович И. М. Органическое вещество (азот, углеводы) во взвеси, донных осадках и иловой воде Перуанско-Чилийского района // Труды ИО АН СССР. - 1971. - Т.89. - С.106-117.

Самойленко В. С. Океан под воздействием ветра и солнца (о природе Перуанского течения) // Океанология. - 1970. - Т.10, вып.1. - С.3-19.

Сапожников В. В. Формирование основного солевого состава морской воды и ее физико-химические свойства // Тихий океан. - М.: Мысль, 1982. - С.172-240.

Семенов В. Н., Берман И. С. Биогеографические аспекты распределения и динамики водных масс у берегов Южной Америки // Океанология. - 1977. - Т.17, вып.6. - С.1073-1084.

Семина Г. И. Распределение планктона в юго-восточной части Тихого океана // Труды ИО АН СССР. - 1971. - Т.89. - С.43-59.

Сорокин Ю. И. Характеристика первичной продукции и гетеротрофного микропланктона в районе Перуанского апвеллинга // Океанология. - 1978. - Т.18, вып.1. - С.97-110.

Сорокин Ю. И., Мамаева Т. И. Бактериальная продукция и деструкция органического вещества // Экосистемы пелагиали Перуанского апвеллинга. - М.: Наука, 1980. - С.104-115.

Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Ратькова Т. Н. Численность и видовая структура фитопланктона в районе Перуанского апвеллинга // Океанология. - 1978. - Т.18, вып.1. - С.111-117.

Суханова И. Н., Михеев В. Н. Планктонные сообщества Перуанского апвеллинга // Тез. докл. I съезда сов. океанологов. - М.: Наука, 1977. - Вып.2. - С.11.

Тимонин А. Г., Флинт М. В., Задорина Л. А. Распределение сестона (общей массы планктона) в прибрежных водах Перу // Океанология. - 1979. - Т.19, вып.2. - С.311-317.

Шушкина Э. А., Виоградов М. Е., Сорокин Ю. И., Лебедева Л. П., Михеев В. Н. Особенности функционирования планктонных сообществ перуанского апвеллинга // Океанология. - 1978. - Т.18, вып.5. - С.886-902.

Шушкина Э. А., Кисляков Ю. Я. Оценка продуктивности зоопланктона в экваториальной части Тихого океана и в перуанском апвеллинге // Труды ИО АН СССР. - 1975. - Т.102. - С.384-395.

Bang N. D. The southern Benguela current region in February 1966 // Deep Sea Res. - 1971. - Vol.18, N 2. - P.209-224.

Benthos biomass and oxygen deficiency in upwelling system of Peru / R. Rosenberg, W.E. Arnts, E.C. Flores, L.A. Flores, G. Carbajal, I.Finger, J.Tarazona // J. Mar. Res. - 1983. - Vol.41, N 2. - P.263-279.

Blasco D. Composition and distribution of phytoplankton in the region of upwelling off the coast of Peru // Invest. pesq. - 1971. - N 35. - P.61-112.

Gallardo V. A. Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru-Chile subsurface countercurrent // Nature. - 1977. - Vol.268. - P.331-332.

Gershonovich D. E. Características generales sobre el relieve del fondo // Inst. Mar Peru, Ser. Inf. Esp. - 1972. - N IM-128. - P.7-23.

Goering J. J., Ramatnam M. M. Denitrification in sediment of the sea off Peru // Invest. pesq. - 1971. - N 35. - P.233-242.

Guillen O., Mendiola B. R., Rodan R. J. Primary productivity and phytoplankton in the coastal Peruvian waters // Fertility of the Sea / Ed. Costlow N-Y., 1971. - P.157-185.

Hart T. V., Currie R. V. The Benguela current // Discov. Rep., 1960. - Vol.17. - P.132-298.

Mordasova N. V. Oxigeno // Inst. Mar Peru, Ser. Inf. Esp. - 1972. - N IN-128. - P.61-71.

Rowe G. T. Benthic biomass and surface productivity // Fertility of the Sea / Ed. Costlow N-Y., 1971. - P.441-454.

Romanova N. N. Distribution de bentos en la plataforma y en el talud continental de la costa Peruana // Inst. Mar. Repu, Ser. Inf. Esp. - 1972. - N IM-128. - P.127-132.

Sellner K. G., Hendrikson P., Ochoa N. Relationships between the chemical composition of particulate organic matter and phytoplankton distribution in recently upwelled waters off Peru // Coastal Upwell. Sediment Res.: Proc. NATO, Adv. Res. Inst. Vilamoura, 1-4 sept. 1981. - Pt. A., N-Y., L., 1983. - P.273-287.

Smith R. L. Coastal upwelling: a descriptive synthesis from mesoscale observation // The ocean world. - Tokyo, 1971. - P.382-383.

Sverdrup H. On the process of upwelling // J. Mar. Res., 1938. - Vol.1, N 3. - P.155-164.

The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current / T.H. Ryther, D.W. Menzel, E. Hubbert, C.T. Lorenzen, N. Corwin // Invest. pesq. - 1971. - N 35. - P.43-59.

Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water / R.T. Barber, R.G. Dugale, J.J. MacIsaac, R.L. Smith // Invest. perq., 1971. - N 35. - P.171-193.

Walsh J. J. A carbon budget for overfishing off Peru // Nature. - L., 1981. - Vol.290. - P.300-304.

Walsh J. J., Kelley T. C., Dugdale P. C. Cross features of the Peruvian upwelling system with special reference to possible diet variation // Invest. pesq., 1971. - N 35. - P.25-42.

White W. B. The westward extension of the low-oxyte distribution in the Pacific Ocean off the West coast of the South America // J. Geophys. Res. - 1971. - Vol.76, N 24. - P.5842-5851.

Wooster W. S., Cromwell T. An oceanographic description of the eastern tropical Pacific // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. - 1958. - Vol.7, N 3. - P.169-282.

Wooster W. S., Gilmartin M. The Peru-Chile undercurrent // J. Mar. Res. - 1961. - Vol.19. - P.97-120.

Wyrki K. The horizontal and vertical field of motion in the Peru current // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. - 1963. - Vol.8, N 4. - P.313-346.

Wyrki K. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific ocean // Intern. J. Oceanol. and Limnol. - 1967. - Vol.1, N 2. - P.117-147.

Zuta S., Guillen O. Oceanografía de las costeras del Peru // Bol. Inst. Mar Peru, Callao. - 1970. - Vol.2, N 5. - 64 pp.

Zuta S., Urquiza W. Temperatura promedio de la superficie del mar frente a la costa Peruana, periodo 1928-1969 // Bol. Inst. Mar Peru. - 1972. - Vol.2, N 8.