



УДК: 550.47(262.5)

В. Н. Егоров, акад. НАН Украины, гл. науч. сотр.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

БИОГЕХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕАЛИЗАЦИИ КОМПЕНСАЦИОННОГО ГОМЕОСТАЗА В ЧЕРНОМОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

Посвящается светлой памяти
академика Национальной академии наук Украины
Геннадия Григорьевича Поликарпова

Современные темпы антропогенного воздействия, климатические изменения и вселение агрессивных аллохтонных видов гидробионтов обусловили переход функционирования черноморских экосистем из резистентного в режим компенсационного гомеостаза. Изучены биогеохимические механизмы реализации компенсационного гомеостаза применительно к радиоактивному, химическому и аллохтонному органическому загрязнению вод. Установлено, что при воздействии природных и климатических факторов в определённых пределах перестройка структуры и функции черноморских экосистем направлена на повышение интенсивности биогеохимических циклов самоочищения вод в соответствии с принципом Ле-Шателье. Обоснованы две стадии компенсационного гомеостаза и на модели биогеохимического отклика черноморских экосистем сделаны концептуальные прогнозные оценки экологической ёмкости морской среды.

Ключевые слова: черноморские экосистемы, антропогенное и природное воздействие, компенсационный гомеостаз, принцип Ле-Шателье, экологическая ёмкость.

За последние десятилетия Чёрное море подверглось значительному антропогенному воздействию. По оценкам последних лет [18], с площади бассейна в него ежегодно поступало более 80 т ртути, 4500 т свинца, 12000 т цинка и 50000 т детергентов, а также большое количество нефти и хлорированных углеводородов. В 1989 г. в дельте Дуная концентрация ДДТ в 35 раз превышала таковую в открытом море [6]. После аварии на Чернобыльской атомной электростанции радиоактивное загрязнение акватории моря ^{90}Sr с атмосферными выпадениями в 1986 г. составило 100 – 300 ТБк, со стоком рек Днепр и Дунай за 1986 – 2000 гг. – 160 +/- 28 ТБк, ^{137}Cs соответственно 1740 – 2400 ТБк и 23 +/- 5 ТБк [39]. Поступление органических веществ в северо-западную часть моря с 1950-х по 1980-е гг. возросло с 2350 до 10488 т [8]. Ежегодный поток органических веществ на всю акваторию моря к 1997 г. превысил 1 млн. т [51]. Вследствие этого за 50 – 60 лет удельное аллохтонное поступление органических веществ в Чёрное море достигло $40 \text{ г м}^{-3} \text{ год}^{-1}$, а их концентрация в воде увеличилась в 2 – 3 раза до 8 –

12 мг л^{-1} [7]. Нефтяное загрязнение моря, по оценкам 1994 и 1996 гг. [51], составило $110840 \text{ т год}^{-1}$. С 1950-х по 1980-е гг. в северо-западную часть моря поступление фосфатов возросло с 13940 до 55000 т год^{-1} , нитратов – с 154000 до $340000 \text{ т год}^{-1}$ [16].

Мощная антропогенная подпитка биогенными элементами увеличила первичную продуктивность черноморских вод. Наряду с антропогенным воздействием, Чёрное море испытывало и влияние флуктуации климатических процессов. Были обнаружены 20 – 25-летние циклы флуктуации поступления биогенных элементов в поверхностные воды моря, обусловленные периодическим изменением естественных гидрометеорологических факторов [55]. Повысилась трофность вод с олиготрофного уровня со средней первичной продукцией порядка $100 \text{ мгС м}^2 \text{ сут}^{-1}$ [7] до мезотрофного с первичной продуктивностью $190 – 240 \text{ мгС м}^2 \text{ сут}^{-1}$ [47, 59]. Первичная продуктивность стала обеспечиваться за счёт более мелких форм фитопланктона [52]. В открытой части моря биомасса фитопланктона в несколько раз превысила величины, характерные для

глубоководных районов [47]. В 1948 – 1984 гг. она составляла в среднем 6.1 г м^{-2} , а в период наибольшего антропогенного воздействия в 1985 – 1994 гг. – 24.9 г м^{-2} [27]. Более интенсивная эвтрофикация вод произошла в районе Констанцы, где в 1971 – 1975 гг. удельная биомасса фитопланктона составляла 720 мг м^{-3} , в 1978 – 1989 гг. – 2240 мг м^{-3} , а в 1983 – 1988 гг. достигла 4780 мг м^{-3} [52]. В целом по акватории северо-западной части Чёрного моря содержание фитопланктона повысилось с 670 мг м^{-3} в 1950-е гг. до 1030 мг м^{-3} в 1960-е, 18690 мг м^{-3} в 1970-е и свыше 30000 мг м^{-3} в 1980-е гг. [16]. Эвтрофикация повлияла и на бактериальное гетеротрофное звено. В 1989 г. по сравнению с 1964 г. продукция бактерий в Чёрном море возросла в 5 – 8 раз, а биомасса – в 5 раз [7]. В прибрежной морской воде и в песке пляжей Одессы в 1946 – 1947 гг. содержалось от 10 до 200 кл. л^{-1} кишечной палочки, в 1960 гг. – до 90000, а в конце 1980-х – от 250000 до 2400000 клеток в одном литре воды [16]. Одновременно с антропогенным загрязнением Чёрное море оказалось под воздействием агрессивных вселенцев – гребневика *Mnemiopsis leidyi*. В 1989 г. биомасса мнемииписиса в море достигла 1 млн т ($4.6 - 12.0 \text{ кг сырой массы м}^{-2}$), а суточное выедание им зоопланктона на шельфе в 2004 г. превысило 16 % [7, 46].

По существующим оценкам [17], отдельные части Чёрного моря подверглись различным перестройкам. С 1970 гг. в северо-западной части моря стали возникать обширные области массового цветения одноклеточных водорослей, так называемые «красные приливы». Последующее отмирание водорослей приводило к массовым заморам морских организмов, связанным с дефицитом содержания кислорода в воде [15]. Произошло снижение видового разнообразия планктона, негативно отразившееся на всех трофических уровнях. Резко упала численность крупных аборигенных видов, и в планктонном сообществе стали доминировать более мелкие виды [13]. К 1992 г. биомасса многих видов и групп мезозоопланктона снизилась в 3 – 5 раз [7]. Отрицательной реакцией планктонных личинок на загрязнённый субстрат объясняется также сокращение скаловых поселений мидий [40]. Уменьшились общие запасы макрофитов: видов цистозирры, филлофоры и zostеры [23]. В условиях антропогенного воздействия перестройка структуры черноморских фитоценозов была направлена на увеличение количества видов водорослей, морфологические харак-

теристики которых имели более высокую удельную поверхность [24]. Другой адаптационной особенностью явилось изменение у бурой водоросли *Systoseira crinita* показателя максимальной скорости поглощения фосфатов в условиях гиперэвтрофирования, так как было отмечено, что при значительном превышении концентрации фосфатов в воде увеличивалось и значение константы Михаэлиса – Ментен [37]. За последние десятилетия резко сократилось количество организмов, занимающих верхние уровни трофических цепей, а именно промысловых рыб. Если в 1960-е годы основных промысловых видов рыб было 12, то к 2008 – 2009 гг. нерестовая значимость акватории значительно снизилась и к настоящему времени основу промысла в Чёрном море составляют два мелких короткоциклового вида – шпрот и хамса. Основными факторами, оказавшими решающее влияние на деформацию запасов и структуры промысловых ресурсов региона, явилось хроническое загрязнение, перелов, физическое уничтожение биотопов, вселение агрессивных аллохтонных гидробионтов и уменьшение естественного водного баланса водоёмов в результате зарегулирования стока рек [4].

Таким образом, комплексная реакция Чёрного моря на антропогенное воздействие свелась к перестройкам структуры и функции его экосистем, направленных на повышение первичной продуктивности вод, сопровождающейся уменьшением клеток фитопланктона [52], на снижение вклада макрофитов в биопродуктивность, на увеличение значимости бактериального гетеротрофного звена в минерализации органики, а также на уменьшение количества и размерных характеристик консументных звеньев, в первую очередь, зоопланктона и рыб. Кроме того, на участках, испытывающих существенную антропогенную нагрузку, особенно в северо-западной части Чёрного моря, возникли так называемые критические зоны [17], в пределах которых концентрация загрязняющих веществ в компонентах экосистем стационарно превысила природные уровни.

В соответствии с современными теоретическими представлениями, функционирование экосистем может быть описано схемой прямых и обратных связей, реализуемых по принципу Ле-Шателье [26]. Квазиустойчивые биогеоценозы могут находиться в режиме резистентного или компенсационного гомеостаза. При резистентном гомеостазе они могут поддерживать свою структуру и функции

относительно неизменными. Компенсационный гомеостаз связан с перестройкой структуры и функции биогеоценозов при флуктуации внешних воздействий.

В морских экосистемах резистентный гомеостаз обеспечивается биогеохимическими механизмами единства воспроизводства живого вещества и условий его обитания [5], область действия которых лимитирована множеством биотических и абиотических факторов, в том числе и экологической ёмкостью морской среды в отношении загрязняющих веществ [2, 33]. С точки зрения системного подхода, устойчивость черноморских экосистем до конца 1970-х гг. поддерживалась резистентным гомеостазом, а в современных условиях стала обеспечиваться компенсационным гомеостазом, связанным со способностью изменять структуру и функцию биогеоценозов. Нашей задачей было изучение биогеохимических механизмов реализации компенсационного гомеостаза в подверженных антропогенному воздействию черноморских экосистемах с учётом современных представлений о минеральном и радиоизотопном, а также энергетическом обмене живого, биокосного и косного веществ в морской среде.

Результаты и их обсуждение. Как известно, особенностью Чёрного моря является дифференциация его водной толщи на два вида экосистем. На глубинах от поверхности до 120 – 180 м расположена экосистема кислородной зоны. Ниже до максимальных глубин моря расположена занимающая до 87 % от его объёма недавно выделенная акад. Г. Г. Поликарповым [32] экосистема сероводородной зоны. По современным оценкам [6, 42], основные процессы трансформации вещества и энергии в Чёрном море происходят в экосистеме его окислительной зоны. Исследования последних десятилетий показали энергетическую значимость хемосинтетических процессов в экосистеме восстановительной зоны моря [10, 12, 19, 21, 30, 35, 41].

Экосистема кислородной зоны получает минеральное питание и органику из подстилающих слоёв, с водосборного бассейна моря и из атмосферы, продуцирует живое вещество в пределах фотического слоя и обменивает его с экосистемой восстановительной сероводород-

ной зоны и с грунтами. На определённых масштабах времени донные отложения для экосистемы кислородного слоя являются геологическим депо, а пелагиаль – водным депо. Экосистема сероводородной зоны производит хемосинтетическую продукцию [32, 41] и обменивается веществом с кислородной зоной и с грунтами, которые являются для неё и геологическим депо. С учетом этих обстоятельств, основное современное антропогенное воздействие в Чёрном море воспринимает экосистема кислородной зоны. В то же время, необходимо учитывать и экологическую опасность антропогенного воздействия на восстановительную зону моря в связи с высокими темпами освоения глубоководных минеральных и углеводородных ресурсов [28, 48, 49].

Вовлечение загрязняющих веществ в биогеохимические циклы зависит от множества абиотических и биотических факторов [34]. Для разных типов загрязнений и физико-химических условий вклад отдельных факторов в формирование биогеохимических циклов, очевидно, будет различным. Наше рассмотрение ограничено теми из них, которые связаны с характеристиками минерального и радиоизотопного обмена живого, биокосного и косного вещества. Учтён также фактор седиментационного кондиционирования морской среды, относительная значимость которого связана с тем, что, по результатам радиотрассерных измерений [44], заглубление градиентного слоя в Чёрном море под воздействием гидрологических процессов происходит со средней скоростью от 10 до 35 м год⁻¹ (или 0.03 – 0.09 м сут⁻¹), а скорость оседания взвесей размерных фракций от 2 до 60 мкм составляет 0.12 – 1.10 м сут⁻¹, мёртвого фитопланктона 1 – 510, зоопланктона 36 – 875, а фекальных пеллетов 36 – 376 м сут⁻¹ [1].

Радиоактивные загрязнения. Основное радиоактивное загрязнение вод Чёрного моря за последние десятилетия произошло в результате аварии на Чернобыльской АЭС 26.04.1986. Первичное поступление долгоживущих радионуклидов ¹³⁷Cs и ⁹⁰Sr, составившее 2 – 6 % от

выброса из аварийного реактора, в начале мая 1986 г. происходило из атмосферных выпадений с южным потоком переноса воздушных масс. В дальнейшем ^{137}Cs и ^{90}Sr выносились в море со стоком рек, главным образом Днепра и Дуная, а также через оросительную систему Днепра [39].

Наблюдения в системе крупномасштабного мониторинга показали, что после аварии на ЧАЭС концентрация долгоживущих осколочных радионуклидов в поверхностных горизонтах снижалась с одновременной их миграцией в глубинные слои вод. Радиоактивное загрязнение биологических, биокосных и косных компонентов черноморских экосистем возрастало пропорционально коэффициентам накопления радионуклидов гидробионтами, но радиационная опасность в регионе не превышала санитарно допустимых уровней по дозовым и цитогенетическим критериям [36]. Тем не менее, содержание ^{137}Cs и ^{90}Sr в таких геологических депо, как толща донных отложений, возрастало, что привело к возникновению потенциально критических зон в устьевых районах рек северо-западной части моря [45], экологическая опасность в которых может проявиться, по-видимому, только на более длительном масштабе времени.

Изучение концентрирующей способности гидробионтов показало, что стационарные значения коэффициентов накопления в основном не зависели содержания соответствующих радионуклидов и их изотопных носителей в водной среде [31], а в пределах отдельных таксономических групп определялись поверхностно массовыми соотношениями морских организмов. С увеличением массы организмов и частиц живого и косного вещества коэффициенты их накопления снижались по степенной зависимости [34]. Очевидно, что связанное с откликом черноморских экосистем на антропогенное воздействие повышение трофности вод при сопутствующем снижении размерных спектров гидробионтов привело к повышению темпов извлечения постчернобыльских радионуклидов из водной среды и к ускорению био-

геохимических циклов их миграции и элиминации в геологических депо. Основной тенденцией изменения концентрации радионуклидов в черноморских экосистемах было экспоненциальное уменьшение радиоактивного загрязнения всех их компонентов до предчернобыльских уровней на масштабе времени 15–25 лет. Время пребывания чернобыльского ^{137}Cs в слое 0–50 м Чёрного моря оценено в 25–35 лет, а ^{90}Sr – в 40–60 лет, что снизило до 25 – 40 % «время жизни» 97 % атомов этих радиоизотопов, составляющих 150 лет [39].

Химические загрязнения. Химические загрязнения можно разделить на консервативные и неконсервативные. Неконсервативные загрязнения в морской среде могут подвергаться лизису и бактериальной минерализации. Поэтому сопутствующая антропогенному воздействию гиперэвтрофикация вод и повышение биологического потребления кислорода (БПК₅), несомненно, привели к увеличению интенсивности потока биогенной минерализации неконсервативных загрязнений.

Консервативные загрязнения при участии в биогеохимических циклах, как правило, не изменяют химических свойств и токсичности. В отличие от радионуклидов, находящихся в морской среде практически в невесомых количествах, концентрирующая способность химических загрязнений живым, биокосным и косным веществом зависит от их концентрации в воде. Характеристики поглощения консервативных химических загрязнений из водной среды и их элиминация в геологические депо имеют свои особенности при сорбционном и пищевом путях минерального питания гидробионтов.

При сорбционном пути предельный коэффициент накопления химического загрязнителя гидробионтом рассчитывается по формуле [34]:

$$K = \frac{V_{\max}}{p(K_m + C_w)}, \quad (1)$$

в которой K – коэффициент накопления химического вещества гидробионтом, равный отно-

шению его концентрации в гидробионте (мкг мг^{-1}) к концентрации в воде (C_w , мкг л^{-1}); V_{\max} – максимальная скорость ($\text{мкг мг}^{-1} \text{ч}^{-1}$) поглощения; p – метаболическая константа, или постоянная времени скорости (ч^{-1}), обмена загрязнителя гидробионтом; K_m – константа Михаэлиса – Ментен (мкг л^{-1}). Поток биоседиментационного самоочищения вод может быть оценен из соотношения

$$V_{\text{sed}} = d_{\text{sed}} P_{\text{yd}} C_w K, \quad (2)$$

где: P_{yd} – удельная продукция компонента экосистемы (сут^{-1}); d_{sed} – часть от продукции, седиментационно элиминируемая в водное или геологическое депо.

Концентрирующая способность косных и биокосных сорбирующих поверхностей описывается уравнением Ленгмюра [25], совпадающим по форме математической записи с формулой (1) при $C_{\max} = V_m / p$ и $k = 1 / K_m$, где: C_{\max} – равновесная концентрация загрязнителя в насыщенной поверхности, k – константа Ленгмюра (л^{-1}).

Из соотношения (1) видно, что когда $C_w \ll K_m$ коэффициенты накопления загрязнителя гидробионтами практически не изменяются. С ростом концентрации загрязнителя в воде (C_w) до уровня соизмеримости с численным значением K_m коэффициенты накопления снижаются, что послужило одним из критериев создания теории экологической ёмкости морской среды применительно к условиям резистентного гомеостаза [34].

По современным оценкам [34], величина отношения V_{\max} / p в выражении (1) с уменьшением размерных характеристик возрастает, что приводит к соответствующему повышению коэффициентов накопления загрязняющих веществ гидробионтами меньших размерных групп. Седиментационно элиминируемый в водное или геологическое депо поток (d_{sed}) составляет 5 – 10 % от первичной продукции фотического слоя [7]. Как уже отмечено, за последние десятилетия упругий гомеостаз в Чёрном море стал обеспечиваться повышением трофности вод и изменением биоразнообразия в сторону уменьшения размерных Морський екологічний журнал, № 4, Т. XI. 2012

характеристик компонентов его экосистем. Эти факторы определяют повышение степени биогеохимического извлечения загрязняющих веществ из водной среды и их элиминацию в геологические депо. С другой стороны, повышение потоков поступления консервативных загрязнителей в водную среду может быть причиной повышения их концентрации (C_w) до уровней, превышающих величину K_m , при которых коэффициенты накопления с ростом C_w снижаются, а, следовательно, уменьшается поток биоседиментационного самоочищения вод. Таким образом, при компенсационном гомеостазе фактор сорбционного вовлечения неконсервативных загрязняющих веществ в биогеохимические циклы может иметь различную интенсивность в зависимости от степени загрязнения вод.

При пищевом пути минерального питания кинетика изменения концентрации химических веществ в консументах описывается уравнением [33]

$$\frac{d C_r}{Dt} = R (C_p q - C_r q_p) - C_r p, \quad (3)$$

где: C_r C_p – соответственно, концентрация химического вещества в рассматриваемом и предыдущем трофическом звене (мкг г^{-1}); R – удельный рацион (сут^{-1}) и p – метаболическая константа обмена химического вещества консументом (сут^{-1}); q_p и q – соответственно коэффициент усвоения пищи на рост, аналогичный энергетическому коэффициенту K_2 [14], и Dt – степень усвоения элемента из пищи.

Уравнение (3) отражает кинетику пищевого извлечения загрязняющих веществ из водной среды через пищевое звено. Из этого уравнения видно, что концентрирующая способность консументов в первую очередь зависит от их рационов. Установлено [3, 20, 29], что у организмов разных трофических уровней суточные рационы находятся в обратно пропорциональной зависимости от их соматических размеров. Поэтому произошедшая в результате антропогенного воздействия перестройка

видового разнообразия черноморских экосистем в сторону снижения размерных спектров их компонентов, привела к повышению степени извлечения химических загрязняющих веществ из водной среды. Соотношение (3) также показывает, что при превышении коэффициента усвоения пищи на рост q_n над степенью усвоения элемента из пищи q его концентрация в гидробионтах по трофической цепи будет снижаться, а при снижении возрастать. Отсюда следует возможность существования двух путей извлечения химических веществ из водной среды через пищевое звено. Первый из них связан с накоплением субстратов по трофической цепи, когда $q > q_n$. Этот путь считается наиболее экологически опасным, так как токсические воздействия загрязняющих веществ на находящиеся на конечных звеньях, особенно на долгоживущих животных, могут быть очень сильными и вести к летальному исходу [7]. Исследования показали, что повышение степени накопления загрязняющих веществ по трофическим цепям может наблюдаться в отношении полихлорбифенилов [57] и ртути [53, 58]. Очевидно, что морские организмы усваивают из пищи в первую очередь необходимый спектр субстратов для их энергетического и минерального питания. С этой точки зрения описанное в литературе повышение концентрации отмеченных загрязнителей по трофической цепи можно объяснить трансформацией физико-химических форм ПХБ и метилизацией ртути в процессе трофических взаимодействий. Для многих других веществ различной биологической значимости повышение их концентрации по трофическим цепям не отмечено. Определено, что в среднем концентрация Cd в фитопланктоне составляет 2.0, а в рыбах – 0.2 мкг г⁻¹ сухой массы, коэффициенты накопления Fe водорослями – 20000, а рыбами – 1000 единиц, Sr водорослями – 100, рыбами – 5, а коэффициенты накопления Pb фитопланктоном от 10000 до 3000000, зоопланктоном от 200 до 10000, рыбами от 5 до 1000 единиц [34]. Также отмечено [56], что уровни биоаккумуляция

ПХБ не коррелировали с рационами кормления и могли быть вызваны различиями в биотрансформации или в возрасте, а также в размере проанализированных особей. По [22], суммарное количество хлорорганических соединений в мидиях составляло 429, в их биоотложениях – 496 нг г⁻¹. Отмечено также и обогащение биоотложений мидий каротиноидами [38]. Из представленных материалов следует, что при снижении уровней пищевого концентрирования загрязнителей консументами по трофическим цепям более высокую значимость приобретает фекальный поток элиминации загрязняющих веществ в геологические депо [54]. С увеличением трофности вод интенсивность энергетического питания консументов, как правило, превышает траты на их основной обмен, что приводит к увеличению фекального потока с неусвоенной пищей. Таким образом, при пищевом пути поглощения загрязняющих веществ консументами относительная интенсивность биотического вовлечения загрязняющих веществ увеличивается с уменьшением размерных спектров и увеличением рационов гидробионтов.

Биогенные элементы. В условиях современных перестроек в черноморских экосистемах, очевидно, изменилось и распределение биогенных элементов между гидробионтами и водой. Одним из таких изменений стало уменьшение в воде слоя 0 – 50 м концентрации фосфатов в 5 раз, а кремния – в 11 [7].

Из теории минерального обмена [11] следует, что кинетика обмена химических элементов различной биологической значимости одноклеточными водорослями (первичными продуцентами) описывается в дифференциальной форме уравнением:

$$\frac{dC_r}{dt} = \frac{V_{max} C_v}{K_m + C_v} - [p + \mu_{max} (1 - \frac{q_{min}}{C_{lim}})] C_r, \quad (4)$$

где: параметры V_{max} , C_v , K_m и p имеют тот же смысл, что и в уравнении (1), μ_{max} – показатель скорости максимального клеточного деления (сут⁻¹), q_{min}/C_{lim} – отношение минимальной

внутриклеточной концентрации лимитирующего субстрата к его концентрации в продуцентах в наблюдаемый момент времени. В уравнении (4) второй член правой части

$$\mu_{\max} (1 - q_{\min} / C_{\text{lim}}) C_r \quad (5)$$

соответствует скорости поглощения субстрата на продуцирование органического вещества.

Анализ формулы (5) показывает, что для условий химического лимитирования роста гидробионтов биогенным субстратом скорость продуцирования ими органического вещества зависит от соотношения $q_{\min} / C_{\text{lim}}$. При $C_r = C_{\text{lim}} \gg q_{\min}$ химическое лимитирование отсутствует, и относительная продуктивность стремится к максимальной величине μ_{\max} , а при $C_r = C_{\text{lim}} \approx q_{\min}$ продуктивность стремится к нулю. Поэтому на единицу массы новой продукции всегда затрачивается больше нелимитирующих её субстратов, чем лимитирующих. В процессе клеточного деления и роста удельное содержание лимитирующего субстрата у продуцентов будет всегда близким к q_{\min} , а максимальные внутриклеточные концентрации химических веществ различной биологической значимости будут лимитированы только их метаболической активностью (V_{\max}) или максимальной сорбционной ёмкостью внешних покровов клеток.

По нашему мнению, именно этим обстоятельством можно объяснить отмеченное в литературе [7] относительное снижение концентрации кремния и фосфора в слое 0 – 50 м Чёрного моря. По литературным данным, коэффициенты накопления кремния фитопланктоном (K) могут достигать 23000, а фосфора 34 000 единиц [34]. По формуле расчёта распределения пулов вещества между гидробионтами и водой (Q_r/Q_w , %) в зависимости от коэффициентов накопления (K) и биомассы (m_r) в объёме воды массой m_w [31]

$$Q_r/Q_w = \frac{m_r K}{m_r K + m_w} \cdot 100 \quad (6)$$

можно подсчитать, что в 1950–х гг. при удельной биомассе фитопланктона 670 мг м^{-3} пул Морський екологічний журнал, № 4, Т. XI. 2012

кремния в воде фотического слоя составлял около 1.5 %, фосфора – 2 %. Для 1980-х гг. при удельной биомассе 30000 мг м^{-3} пул кремния оценивался, соответственно, в 41 %, фосфора – в 50 %. Таким образом, за период антропогенной эвтрофикации пул кремния и фосфора в воде фотического слоя возрос не менее чем в 25 раз. Оценки показали, что фосфаты могут лимитировать первичную продукцию в Чёрном море лишь при их концентрации в воде ниже 1 мкг л^{-1} [37], а главным лимитирующим фактором являются нитраты [27]. По результатам наблюдений оценка концентрации нитратов в фитопланктоне может быть определена из соотношения углерода к азоту, которое для диатомовых и динофитовых водорослей составляет $C/N = 6 - 15$. Поэтому поток потребления нитратов из водной среды будет составлять около 10 % от темпов продуцирования органического вещества фитопланктоном [43]. Из представленных расчётов в целом видно, что произошедшее за последние десятилетия повышение первичной продуктивности вод Чёрного моря привело к увеличению в 2 – 3 раза потребления нитратов из водной среды и почти на порядок (в 25 раз) повышению потока извлечения кремния и фосфатов. Поэтому фитопланктон в процессе продуцирования накапливал и извлекал из фотического слоя относительно большее количество растворённого кремния и фосфора, которые потом в результате седиментационных процессов элиминировались из фотической зоны моря. В целом, повышение первичной продуктивности вод увеличило интенсивность извлечения растворённых биогенных элементов из водной среды и ускорило циклы их биогеохимического круговорота.

Аллохтонное органическое вещество.

Органическое вещество аллохтонного происхождения поступает в моря и океаны с речным и подземным стоками, золовым материалом, с абразией, космогенным материалом и антропогенными загрязнениями в виде растворённого органического вещества (РОВ), коллоидов и взвесей, которые, в свою очередь, включают

живую и неживую компоненты. Аллохтонные источники составляют 2.5 – 5.0 % от производимого в океане органического углерода [1]. По современным представлениям [7], на аллохтонном органическом веществе и твёрдых взвешках развивается бактериальная микрофлора, грибы и простейшие, что, в свою очередь, резко ускоряет рециклинг биогенных элементов и увеличивает первичную продукцию, но не «урожай» органического вещества. Е. Ф. Шульгиной с сотрудниками [50] на большом материале экспериментальных и природных наблюдений показано, что являясь неконсервативными загрязнителями, углеродсодержащие соединения при недостатке кислорода на первой фазе трансформации могут минерализоваться до CO_2 и H_2O . Далее идёт вторая фаза окисления до нитратов и нитритов. Биохимическое окисление обеспечивается бактериями, что позволило рассматривать величину БПК₅ как показатель концентрации загрязнения, так как количество гетеротрофных бактерий пропорционально степени загрязнения воды. При достаточности содержания кислорода в воде константа скорости изменения БПК₅ лежит в интервале величин 0.10 – 0.12 (сут^{-1}), не зависит от исходного содержания аллохтонной органики, а определяется только температурой. Это свидетельствует, что процесс биохимического окисления органических веществ в Чёрном море идет на масштабе 10 – 12 сут в соответствии с законом мономолекулярных реакций, или первым порядком метаболических реакций. Аналогичный порядок реакций соответствует и регенерации минерального фосфора и аммиака. По существующим оценкам [50], роль биологических процессов в минерализации органики достигает 70 % от суммарного изменения гидрохимических показателей. Вследствие этих процессов распад нестойкого органического вещества, утилизация продуктов распада и химические превращения ведут в известной мере к восстановлению естественных характеристик морских вод, т. е. к их самоочищению. Мономолекулярность показателей скорости

реакций свидетельствует, что скорость минерализации тем выше, чем выше исходная концентрация аллохтонной органики в воде. Отсюда следует, что произошедшее в последние годы увеличение потока поступления аллохтонного органического вещества привело к повышению интенсивности его биогеохимического круговорота в Чёрном море.

Красный прилив и заморы. В Чёрном море в последние годы наблюдаются цветение одноклеточных водорослей, так называемые «красные приливы», и связанная с ними гипоксия и гибель морских животных [15]. Первичная продукция фитопланктона в зоне красных приливов достигала 1.5 гС м^3 в день, а биомасса – 30 г м^{-3} [7]. В августе 1973 г. в зоне гипоксии на площади 3500 км^2 погибло около 500 000 т донных животных. В последующие годы площади заморы и гипоксии возросли до 30 – 40 тыс. км^2 . В период с 1973 по 1990 гг. потери донных животных на северо-западном шельфе достигли 60 млн. т [16]. Если учесть, что его площадь составляет 68390 км^2 [9], заморы охватили до 58 % его площади.

Красные приливы и гипоксия могут рассматриваться как факторы самоочищения морской среды, приводящие к депонированию органики и загрязняющих веществ в геологические депо. Если использовать выражение (6) для оценки содержания пула субстратов в живом веществе, то при биомассе в 30 г м^{-3} и коэффициенте его накопления фитопланктоном $K=1000$ пул субстрата составит 3 %, при $K=10000$ – 29 %, а при $K=30000$ – 47 %. Отсюда следует, что при отмирании клеток фитопланктона (как уже отмечалось, для кремния $K=23000$, а для фосфора $K=34000$) произойдёт деэтрофикация вод на 35 – 40 %. Так как коэффициенты накопления фитопланктоном химических веществ различной биологической значимости в основном лежат в пределах от 10^2 до 10^6 единиц [34], то при заморах может произойти залповое самоочищение морской среды. Легко подсчитать, что при средней концентрации Zn в морских животных, лежащей в преде-

лах от 38 до 1700 мкг г⁻¹ сухой массы [34], отмирание 500000 т органики (или 50000 т сухой массы) на площади 3500 км² приведёт к элиминации из морской среды от 1.9 до 85 т Zn или 5.4 – 24.3 кг км² подвергшейся замору акватории. Если отнести годовой поток поступления Zn (12000 т) ко всей поверхности моря (547015 км²) [9], то получим оценку его удельного поступления – 30 кг км² год⁻¹. Сравнение этих расчётов показывает, что заморы могут быть важным биогеохимическим фактором адаптации черноморских экосистем к антропогенному воздействию.

Заключение. Проведённый анализ в целом показал, что при антропогенном воздействии, превышающем кондиционирующую способность морской среды, черноморские экосистемы перешли от резистентного к компенсационному гомеостазу, что особенно характерно для критических зон. Во всех рассмотренных случаях перестройка их структуры и функций была направлена на повышение продуктивности первичных продукционных звеньев и повышение роли аллохтонной органики в диссипации энергии, на изменение разнообразия компонентов экосистем в сторону уменьшения вклада консументных звеньев высших порядков и на снижение размерных спектров морских организмов. Такие перестройки повысили интенсивность самоочищения вод и были направлены на снижение степени воздействия вызвавших их процессов. Применительно к сложным системам такой механизм управления называется отрицательной обратной связью, или принципом Лешателье [26].

По нашему мнению, при этом можно выделить две фазы компенсационного гомеостаза. Первая сопровождалась перестройкой структуры и функции экосистем, направленных на ускорение биогеохимических циклов трансформации вещества и энергии и связанное с этим увеличение темпов самоочищения вод. Во второй фазе происходила периодическая деградация или гибель компонентов эко-

систем, приводящая к залповому самоочищению морской среды. Имеются сведения [13, 18], что снижение антропогенного пресса влечёт возрождение экосистем, однако с изменённой структурой и функцией. Поэтому биогеохимические механизмы, ответственные за восстановление экосистем, очевидно, требуют дальнейшего изучения.

Отклик черноморских экосистем на негативные факторы иллюстрирует рис. 1, на котором показаны режимы их устойчивости в зависимости от антропогенного влияния, климатических изменений и вселения агрессивных видов гидробионтов. В соответствии с оценками, периоду до 1970-х гг. соответствовал резистентный тип гомеостаза, который в последующие годы изменился на компенсационный. При резистентном гомеостазе совокупное негативное воздействие не превышало экологической ёмкости акваторий. В последующем в первой фазе компенсационного гомеостаза возросшее негативное воздействие уравновешивалось за счёт перестройки экосистем и связанного с этим повышения интенсивности биогеохимических процессов кондиционирования среды. На второй фазе компенсационного гомеостаза нейтрализация дальнейшего роста негативного воздействия обеспечивалась не только перестройками в экосистемах, но и их периодической деградацией. Очевидно, можно прогнозировать (правая часть рис. 1), что при достижении предела способности кондиционирования морской среды за счёт перестроек экосистем их деградация станет необратимой, что, в свою очередь, снизит интенсивность биогеохимических циклов кондиционирования вод, так как они будут обеспечиваться в основном только гетеротрофными процессами.

Особенность нормирования антропогенного воздействия заключается в том, что санитарно-гигиенические, дозовые и цитогенетические критерии касаются предельно допустимых концентраций (ПДК) для загрязняющих веществ в воде, в гидробионтах или для критических групп населения.

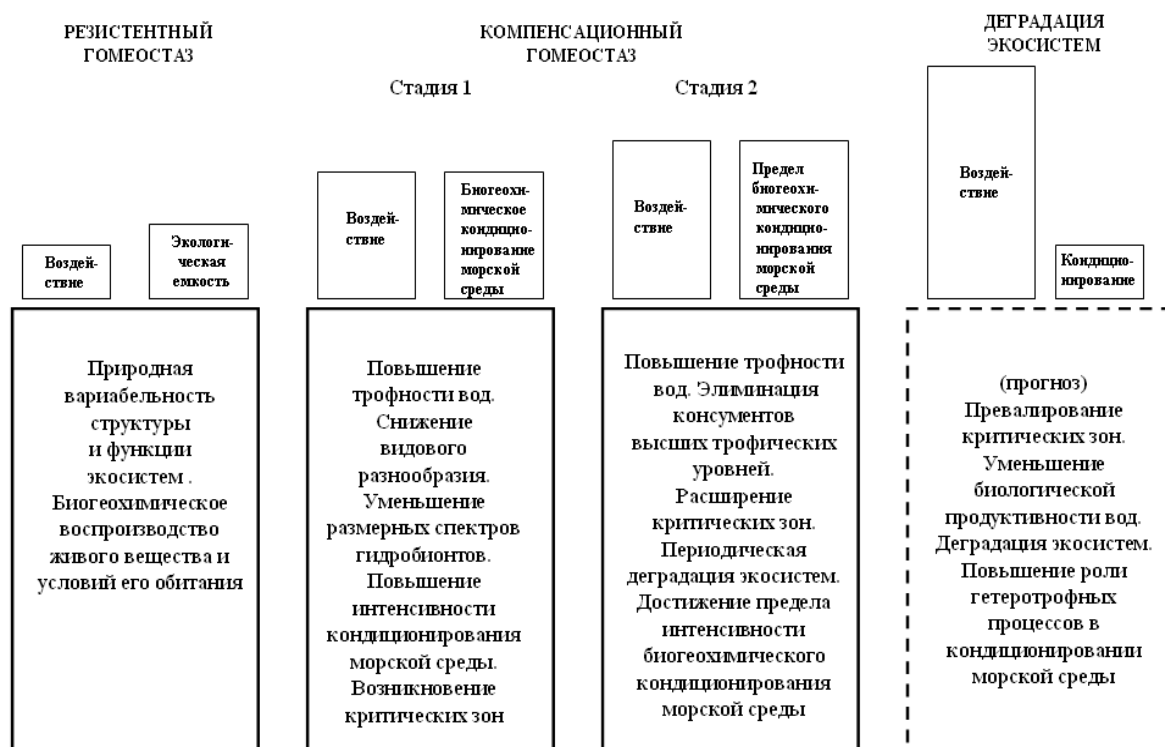


Рис. 1 Структура концептуальной модели биогеохимического отклика черноморских экосистем на антропогенное воздействие, климатические изменения и вселение агрессивных видов гидробионтов
 Fig. 1 The structure of the conceptual model of the biogeochemical response of the Black Sea ecosystems to anthropogenic impact, climate change and invasive of the aggressive species of hydrobionts

В то же время концентрация загрязнителей в пределах отдельных акваторий определяется соотношением потоков их поступления и элиминации. Они зависят от интенсивности биогеохимических процессов кондиционирования морской среды, на которые впервые обратил внимание акад. В. И. Вернадский [5]. В условиях резистентного гомеостаза структура экосистем не испытывает существенных антропогенных флуктуаций. Поэтому для них возможна разработка биогеохимических критериев нормирования посредством изучения баланса между потоками поступления и элиминации с целью определения экологической

ёмкости морской среды в отношении загрязнителей [34]. При компенсационном гомеостазе процессы биогеохимического самоочищения морской среды более интенсивны, чем при резистентном. Но так как они, как правило, связаны с негативными перестройками структуры и функции экосистем, то задача дальнейших исследований в области нормирования антропогенного воздействия связана, очевидно, с поисками связи одновременно между потоками поступления, элиминацией и допустимого уровня перестроек структуры и функции морских экосистем.

1. Алевин О. А., Ляхин Ю. И. Химия океана. – Л.: Гидрометеиздат, 1984. – 343 с.
2. Андрусов Н. И. Предварительный отчет об участии в Черноморской глубоководной экспедиции 1890 г. // Избр. тр. – М.: Наука, 1965. – С. 267 – 278.
3. Белокопытин Ю. С., Юркевич Г. Н. Интенсивность тканевого дыхания морского ерша (*Scor-*

- paena porcus*) / Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. – К: Наук. думка, 1972. – С. 17 – 18.
4. Болтачёв А. Р., Еремеев В. Н. Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне: прошлое, настоящее и будущее / Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред В. Н. Еремеев,

- А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 7 – 25
5. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. – М.: Наука, 1965. – 374 с.
6. Виноградов М. Е., Симонов А. И. Изменения экосистемы Черного моря // III съезд сов. океанологов. Л.: Гидрометеиздат, 1989. – С. 61 – 76.
7. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Сушкина Э. А. Экосистема Черного моря. – М.: Наука, 1992. – 110 с.
8. Гаркавая Г. П., Богатова Ю. И., Буланая З. Т. Многолетняя динамика биогенных веществ Килийского гирла дельты Дуная // Мат. 2-го съезда Гидроэколог. общ-ва Украины. – К.: Наук. думка, 1997. – 1. – С. 23–24.
9. Гончаров В. П., Емельянова Л. П., Михайлов О. В. и др. Площади и объемы Средиземного и Черного морей // Океанология. – 1965. – 5, 6. – С. 918 – 925.
10. Гулин С. Б., Артемов Ю. Г. Исследование струйных выходов метана из дна Черного моря в международной экспедиции научно-исследовательского судна “Метеор” (Германия) в феврале 2007 г. // Морск. экол. журн. – 2007. – 6, № 2. – С. 98 – 100.
11. Егоров В. Н., Зесенко А. Я., Пархоменко А. В. и др. Математическое описание кинетики обмена минерального фосфора одноклеточными водорослями // Гидробиол. журн. – 1982. – 18, вып. 4. – С. 45 – 50.
12. Егоров В. Н., Артемов Ю. Г., Гулин С. Б. Метановые сипы в Черном море средообразующая и экологическая роль. / Под ред. Г. Г. Поликарпова – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 405 с.
13. Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб / Промысловые ресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 257 – 269.
14. Заика В. Е. Удельная продукция беспозвоночных. – Киев: Наук. думка, 1972. – 145 с.
15. Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины. – 1992. – 28, N.
16. Зайцев Ю. П. Самое синее в мире. – Изд. ООН., Нью Йорк., 1998. – 142 с.
17. Зайцев Ю.П., Поликарпов Г.Г. Экологические процессы в критических зонах Черного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XI века // Морск. экол. журнл. – 2002. – 1, № 1. – С. 33 – 55.
18. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Черного моря. – Одесса: Эван, 2006. – 224 с.
19. Иванов М. В., Поликарпов Г. Г., Леин А. Ю. и др. Биогеохимия цикла углерода в районе метановых газовыделений Черного моря // Доклады АН СССР. – 1991. – 3, № 5. – С. 1235 – 1240.
20. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. – Пищепромиздат., 1955. – 253 с.
21. Леин А. Ю., Иванов М. В. Биогеохимический цикл метана в океане / Отв. ред. А. П. Лисицын. – М.: Наука, 2009. – 576 с.
22. Малахова Л.В. Содержание и распределение хлороорганических ксенобиотиков в компонентах экосистем Черного моря: Автореф. дисс...канд. биол. наук. – Севастополь, 2006. – 21 с.
23. Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Рябогина В. Г. Морские растительные ресурсы // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей/ Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 117– 133.
24. Миничева Г. Г. Реакция многоклеточных водорослей на эвтрофирование экосистем // Альгология. – 1996. – 6, N 3. – С. 250–257.
25. Несмеянов А. Н. Радиохимия. – М.: Химия, 1978. – 560 с.
26. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. – 1. – 328 с.; .2. – 326 с.
27. Пархоменко А. В., Кривенко О. В. Оценка биомассы фитопланктона в Черном море за период 1948 – 2001 гг. // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 237 – 248.
28. Перерва В. М., Лялько В. И., Шпак В. Ф. Флюїдопровідні структури й нафтогазонність Азово-Чорноморського регіону // Доп. НАН України. – 1997. – № 4. – С. 136 – 139.
29. Петина Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах: Закономерности потребления пищи и превращения энергии у особи / Ред К. Б Беклемишев. – К.: Наук. думка, 1981. – 242 с.
30. Пименов Н. В. Микробные процессы цикла углерода на гидротермальных полях и холодных метановых сипах: Автореф. дисс... докт. биол. наук. – М., 2006. – 69 с.
31. Поликарпов Г. Г. Радиоекология морских организмов / Под ред. В.П. Шведова. – М.: Атомиздат, 1964. – 295 с.

32. *Поликарпов Г. Г.* Экстремальная жизнь и создаваемая ею самой себе область жизни в батии Черного моря // Морск. экол. журн. – 2012. – **11**, № 3. – С. 5–14.
33. *Поликарпов Г. Г., Егоров В. М.* Здатність морських екосистем до видалення радіоактивних і хімічних забруднень з фотичного шару // Вісн. АН УРСР. – 1981. – № 2. – С. 73–81.
34. *Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н.* Морская динамическая радиохемозология. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
35. *Поликарпов Г. Г., Егоров В. М.* Виявлено активні газовиділення з дна Чорного моря // Вісн. АН УРСР. – 1989. – № 10. – С. 108–111.
36. *Поликарпов Г. Г., Лазоренко Г. Е., Терещенко Н. Н.* и др. Дозовые нагрузки излучений ^{210}Po , ^{90}Sr , ^{137}Cs и $^{238,239,240}\text{Pu}$ на морскую и пресноводную биоту в Украине // Проблемы радиэкологии и пограничных дисциплин / Под ред. В. И. Мигунова и А. В. Трапезникова. – Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. – 2007. – Вып. 11. – С. 3–16.
37. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Биотический обмен минерального фосфора в эвфотической зоне западной части Черного моря // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского (100-летию со дня рожд. Н. В. Тимофеева-Ресовского посвящ.). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. – С. 140–158.
38. *Поспелова Н. В., Нехорошев М. В.* Содержание каротиноидов в системе «взвешенное вещество – мидия – биоотложения мидий» // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 62–66.
39. *Радиоекологический отклик Черного моря на чернoбыльскую аварию* / Под ред. Г. Г. Поликарпова и В. Н. Егорова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – 667 с.
40. *Ревков Н. К.* Макробентос украинского шельфа Черного моря. / Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 140–162.
41. *Русанов И. И.* Микробная биогеохимия цикла метана глубоководной зоны Черного моря: Автореф. дисс. . канд. биол. наук. – М., 2007. – 24 с.
42. *Сорокин Ю. И.* Черное море: природа, ресурсы. – М.: Наука, 1982. – 217 с.
43. *Стельмах Л. В.* Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу *a* и оценка биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла *a* в прибрежных водах Черного моря / Ред. В.Н.Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 249–256.
44. *Стокозов Н. А.* Долгоживущие радионуклиды ^{137}Cs и ^{90}Sr в Черном море после аварии на Чернобыльской АЭС и их использование в качестве трассеров процессов водообмена: Автореф. дисс. . канд. геогр. наук. – Севастополь, 2003. – 21 с.
45. *Стокозов Н. А., Гулин С. Б., Мирзоева Н. Ю.* Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs на взвешенном веществе и в донных отложениях Черного моря после аварии на Чернобыльской АЭС / Радиэкологический отклик Черного моря на чернoбыльскую аварию / Под. ред. Г. Г. Поликарпова и В. Н.Егорова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – С. 266–274. .
46. *Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А.* и др. Современное состояние популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* как пищевых конкурентов промысловых рыб в прибрежных районах крымского побережья Черного моря / Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 271–275.
47. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сулин В. В.* Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Черном море по спутниковым данным / Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 220–236.
48. *Шнюков Е. Ф., Зиборов А. П.* Минеральные богатства Черного моря. – К.: Карбон ЛТД, 2004. – С. 277.
49. *Шнюков Е. Ф., Старостенко В. И., Гожик П. Ф.* и др. О газоотдаче дна Черного моря // Геологич. журн. – 2001. – С. 7–14.
50. *Шульгина Е. Ф., Куракова Л. В., Куфтаркова Е. А.* Химизм шельфовой зоны Черного моря при антропогенном воздействии. – К.: Наук. думка, 1978. – 124 с.
51. *Black Sea Transboundary Diagnostic Analysis.* U. N. Publ. Sales No. E.97.III. B.15. – 1997. – 142 p.
52. *Bodeanu N.*, Algal blooms and development of the main phytoplanktonic species at the Romanian Black Sea littoral in conditions of intensification of the eutrophication process / Science of the Total Environment. Suppl. 1992. – Amsterdam: Elsevier Science Publ., 1992. – P. 31–50.
53. *Evans D.W., Kathman R.D., Walker W.W.* Trophic accumulation and depuration of mercury by blue crabs (*Callinectes sapidus*) and pink shrimp (*Penaeus duorarum*) // Mar. Environ. Res. – 2000. – **49**, 5. – P. 419–434.

54. Fowler S.W., Small L.F. Sinking rates of euphausiid fecal pellets. – *Int. J. Oceanol. Limnol.* – 1972. – 7, № 1. – P. 207 – 212.
55. Gulin S.B. Recent changes of biogenic carbonate deposition in anoxic sediments of the Black Sea: sedimentary record and climatic implication // *Marine Environmental Research.* – 2000. – 49, № 4. – P. 319 – 328.
56. Magnusson K., Ekelund R., Grabic R., Bergqvist P.-A. Bioaccumulation of PCB congeners in marine benthic infauna // *Mar. Environ. Res.* – 2006. – 61, 4. – P.379 – 395.
57. Nifon E., Coussins I. Modelling PCB bioaccumulation in a Baltic food web // *Environ. Pollution.* – 2007. - № 148. – P. 73 – 82.
58. Phillips G. R., Lenhart T. E., Gregory R. W. Relation between trophic position and mercury accumulation among fishes from the Tongue River Reservoir, Montana // *Environ. Res.* – 1980. – 22, 1. – P. 73 – 80.
59. Yunev O.A., Moncheva S., Carstensen J. Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2005. – 294. – P. 95–107.

Біогеохімічні механізми реалізації компенсаторного гомеостазу в чорноморських екосистемах. В. М. Єгоров. Показано, що сучасні темпи антропогенної дії, кліматичні зміни і вселення агресивних алохтонних видів гідробіонтів зумовили перехід функціонування чорноморських екосистем з резистентного в режим компенсаторного гомеостазу. Вивчені біогеохімічні механізми реалізації компенсаторного гомеостазу стосовно радіоактивного, хімічного і алохтонного органічного забруднення вод. Встановлено, що при дії природних і кліматичних чинників в певних межах перебудова структури і функції чорноморських екосистем спрямована на підвищення інтенсивності біогеохімічних циклів самоочищення вод відповідно до принципу Ле-Шательє. Обґрунтовані дві стадії пружного гомеостазу і на моделі біогеохімічного відгуку чорноморських екосистем зроблені концептуальні прогностичні оцінки екологічної ємності морського середовища.

Ключові слова: чорноморські екосистеми, антропогенна і природна дія, пружний гомеостаз, принцип Ле-Шательє, екологічна ємність.

Biogeochemical mechanisms of realization of compensatory homeostasis in the Black Sea ecosystems. V. N. Egorov. It is shown that the current pace of anthropogenic impact, climate change and invasion of aggressive allochthonous species of aquatic organisms cause the transition of the functioning of the Black Sea ecosystem from resistance mode to the compensatory homeostasis. Biogeochemical mechanisms for the implementation of the compensatory homeostasis in relation to nuclear, chemical and allochthonous organic water pollution have been studied. It is found that under the influence of natural and climatic factors within certain limits the restructuring and function of the Black Sea ecosystem aim to increase the intensity of the biogeochemical cycles of self-purification of water in accordance with Le Chatelier's principle. Two stages of elastic homeostasis were substantiated and conceptual forecasts of ecological capacity of the marine environment were made based on models of biogeochemical response of Black Sea ecosystem.

Keywords: Black Sea ecosystem, anthropogenic and natural impacts, elastic homeostasis, the Le Chatelier principle, the environmental capacity.