

УДК 577.475(268.9)

**КРИОПЕЛАГИЧЕСКАЯ ФАУНА
ЦЕНТРАЛЬНОГО АРКТИЧЕСКОГО БАССЕЙНА**

И. А. МЕЛЬНИКОВ, А. С. КУЛИКОВ

Описание ледовых водорослей высоких арктических широт [Ehrenberg, 1841; Diskie, 1880; Cleve, Grunov, 1880; Gran, 1904; Палибин, 1925; Усачев, 1949; и др.] привело исследователей к мысли о существовании фауны, обитающей у морской поверхности льда и трофически связанной с ледовой флорой. Сначала в Арктике [Mohr,

7. Зак. 1672

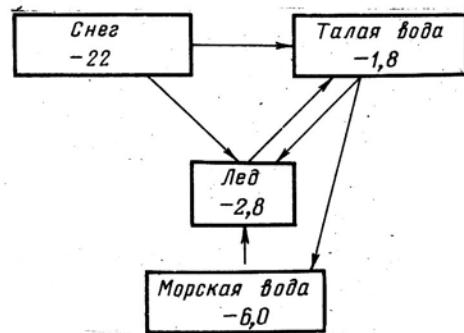


Рис. 1. Содержание D_2O в жидкой и твердой фазах снежно-ледяного покрова в Центральном Арктическом бассейне

Средние значения концентраций (в % smow по O^{18}) в пробах, собранных на СП-23 в 1977-1978 гг. [по Лобышеву и др., 1978]

1978], а перенос включенных в ледовую толщу клеток водорослей и криофауны, обитающей на морской поверхности льда, можно рассматривать как фактор расселения криобионтов в Арктике.

В Центральном Арктическом бассейне существуют три зоны дрейфа льда: 1 - замкнутая циркуляция в Амеразийском суббассейне, 2 - трансполярный транзит между полюсом и Шпицбергенем и 3 - переходная зона между двумя первыми [Трешников, Баранов, 1972]. В пределах этих зон 73-81% акватории покрыты многолетним льдом, 9-10% - торосами, 8-17% - однолетним недеформированным льдом и только 0,2-1% приходится на долю чистой воды [Koerner, 1973]. Поскольку почти вся рассматриваемая акватория занята многолетними льдами, изучение биологии именно этого типа представляется наиболее важным для понимания роли и места льдов в структуре экосистемы пелагиали Арктического бассейна. Вода в Северном Ледовитом океане постоянно представлена в виде двух фаз: жидкой и твердой. На рис. 1 показана принципиальная схема этих фаз и даны средние значения величин концентрации D_2O в каждой из них. Каждая из фаз представляет собой субстрат, в котором обитают специфическая флора и фауна. Описание этих биотопов, их физико-химических особенностей, условий развития в них организмов составляет предмет настоящей статьи.

При описании экосистемы арктического дрейфующего льда, следуя Коль [Kol, 1968], давшей подробный анализ криофитов на снегу и ледниках в горных районах, мы считаем уместным и правильным употребление слова "крио" (от греческого κριος - холод) вместе с терминами, характеризующими некоторые элементы экосистемы снежно-ледяной поверхности Арктического бассейна.

В основу работы положен материал, собранный автором во время гидробиологических исследований на дрейфующих станциях СП-22 и СП-23 в 1975-1978 гг. [Мельников, 1976а,б, 1978; Мельников, Цинковский, 1978], а также литературные данные.

СНЕЖНО-ЛЕДЯНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ КАК КРИОБИОТОП

Снежный покров формируется на ледяном, в основном в зимнее время, и определяется метеоусловиями и рельефом верхней поверхности последнего. Средняя толщина его в разных районах Арктики меняется год от года незначительно и составляет в мае 15-20 см [Лошилов, 1964].

Таяние снега на дрейфующих льдах начинается уже в конце апреля - начале мая, еще при отрицательных температурах воздуха порядка минус 10-15°C, и в начальный период происходит исключительно под действием солнечной радиации [Лошилов, 1964]. Устойчивое таяние начинается с повышением температуры воздуха. Летом 1975 г. на СП-22 активное таяние снежного покрова началось в конце июня, а летом 1977 г. на СП-23 - в начале июня. В обоих случаях в понижениях рельефа сначала появлялся слой мокрого снега, а затем вода. В июле процесс таяния охватывает полностью всю поверхность. Это время максимального развития снежниц, поверхность которых занимает до 40% всей площади [Грищенко, 1980]. В этот период начинается интенсивный сток талой пресной воды под лед. Таким образом, в развитии снежно-ледяной поверхности наблюдаются следующие периоды: 1 - предтаяние: сухой снег и лед; 2 - тающий снег: мокрый снег, развитие "луж" под снегом; 3 - образование снежниц, обнажение ледовой поверхности; 4 - образование дыр во льду и каналов стока, начало дрейфирования талой воды под лед; 5 - замерзание снежниц.

Продолжительность каждого из периодов не всегда постоянна, а их сроки меняются в зависимости от местоположения льдов в бассейне и температуры воздуха в тот или иной сезон. На примере метеоусловий на СП-22 в светлый период 1975 г. показана средняя продолжительность этих периодов на фоне изменения альбедо снежно-ледяного покрова в зависимости от высоты солнца и температуры воздуха (рис. 2). Лето 1975 г. было холодное (температура не поднималась выше 0°C), поэтому таяние затянулось. В некоторых местах снег не стаял полностью. Снежницы развивались не интенсивно, и их площадь составляла не более 10% всей площади снежно-ледяного покрова. Лето 1977 г. на СП-23 было значительно теплее (температура воздуха достигала 2°C), что способствовало более активному таянию. За два месяца сверху стаял весь снег и около 120 см льда [Мельников, 1979]. На поверхности льда образовались многочисленные глубокие снежницы, температура талой воды в которых не превышала 0,5°C.

Вегетация снежной флоры начинается уже в первый период, когда температура воздуха составляет минус 10-15°C. В пробах снега в этот период были обнаружены клетки *Chlamidomonas nivalis*, развитие которого, видимо, способствует первоначальному процессу таяния снега. Дело в том, что пигменты этих клеток, главным образом каротиноиды [Chodat, цит. по: Kol, 1968], поглощают солнечную радиацию, трансформируют ее в тепло, которое, помимо

1959; Barnard, 1959; Apollonio, 1961; и др.], а затем в Антарктике [Pechham, 1964; Ray, 1966; Грузов и др., 1967] неоднократно наблюдали такую фауну, в состав которой наряду с ракообразными входили также и рыбы. Как в арктической, так и в антарктической зонах экологические ниши всегда были заняты одними и теми же "исполнителями" (термин Л.А.Зенкевича), в основном амфиподами.

Изучение видового состава ледового сообщества имеет, несомненно, важное экологическое значение, что послужило причиной разнообразных исследований криофауны в Арктическом бассейне [Shoemaker, 1955; Mohr, 1959; Mohr, Tibbs, 1963; Barnard, 1959; George, Allen, 1970; Horner, 1976; Голиков, Аверинцев, 1977]. На основании проведенных исследований было установлено, что два вида криофильной фауны — *Gammarus wilkitzkii* и *Apherusa glacialis* встречаются как в пелагиали, так и на шельфе [Barnard, 1959; George, Allen, 1970; Голиков, Аверинцев, 1977; Павштикс, 1980]. Кроме этих основных компонентов биоценоза, в центральной части Арктического бассейна встречаются *Pseudalibrotus nansenii* и *Gammaracanthus loricatus* [Barnard, 1959; George, Allen, 1970], а на шельфе (мыс Барроу, Аляска) — *Pseudalibrotus litoralis*, *P. birulai* и *Gammarus setosus* [Mohr, Tibbs, 1963]. Последний вид был выделен [Голиков, Аверинцев, 1977] как руководящая форма в ледовом биоценозе на шельфе у о-ва Рудольфа (Земля Франца-Иосифа). В своих пробах, взятых также на мелководье, у мыса Барроу, Хорнер [Horner, 1976], кроме амфипод (видовой состав не указан), находила личинки полихет и турбеллярий.

Выявленное видовое различие в составе ледовых сообществ в пределах одного региона можно объяснить, во-первых, тем, что авторами не учитывалось влияние зоопланктона на их формирование. Действительно, без учета влияния, оказываемого онтогенетическими вертикальными миграциями отдельных видов планктона, трудно правильно оценить пространственно-временную структуру ледового сообщества. Во-вторых, применение разных орудий сбора фауны также могло сказаться на качественном составе материала. Как признают сами авторы [Barnard, 1959], использование ловушек с приманкой для привлечения животных из-под льда дает возможность ловить только хищников, фильтраторы же в такие ловушки не идут.

Постоянный дрейф ледового покрова Арктического бассейна приводит к тому, что лед в известном смысле "объединяет" пелагиаль и шельф, поскольку планктонные организмы, обитающие в этих зонах, постоянно или временно включаются в состав биоценоза дрейфующего льда. Поэтому весьма существенно выявление собственно ледовых видов, т.е. постоянных обитателей (аборигенов) экосистемы дрейфующего льда, и временных обитателей (иммигрантов), появление которых у морской поверхности льда обуславливается действием ряда экологических факторов.

Для выявления видового состава криопелагической фауны, био-

Таблица 3

Некоторые данные подледных ловов криопелагической фауны ловушками на приманку, СП-23, 1977-1978 гг.

№ станции	Дата	Координаты		Глубина, места, м
		с.ш.	в.п.	
1977 г.				
1	3. VI	78 ⁰ 32'8	160 ⁰ 34'9	180
2	4. VI	78 35 3	161 17 5	177
3	6. VI	78 40 7	160 54 9	160
4	7. VII	80 18 9	157 45 1	2333
5	4. VIII	81 50 8	159 19 6	2810
6	20. X	83 35 0	150 21 0	2430
1978 г.				
7	18. IV	88 19 3	144 02 9	2550

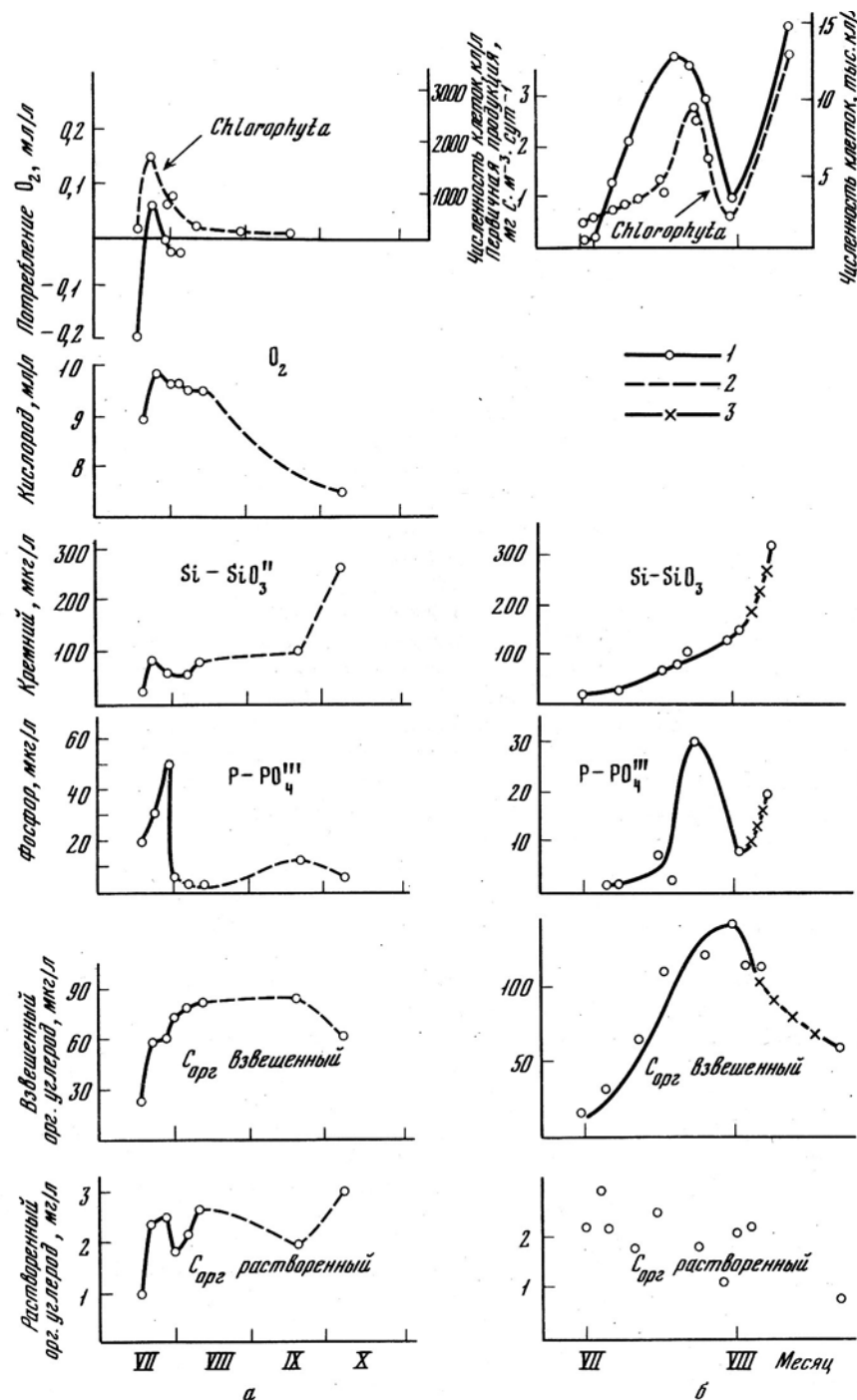
на площадь, соответствующую длине лова 40 м при ширине планктонного сачка 0,4 м, т.е. на 16 м². Это позволило выражать численности организмов в целых числах. Численность особей каждого из указанных в табл. 4 видов дана в экз./16 м².

Собранный материал был обработан в Институте океанологии им. П.П.Ширшова АН СССР. При работе над материалом авторы пользовались консультациями специалистов Зоологического института АН СССР, биологического факультета Московского государственного университета и Института океанологии АН СССР Н.Л.Цветковой, Е.А.Павштикс, Е.Л.Морхасевой, Л.Л.Численко, Е.Л.Колосовой, О.Е.Каменской, которым они выражают свою искреннюю благодарность за помощь в определении фауны.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Систематический анализ проб, собранных у поверхности многолетнего дрейфующего льда, позволил выявить 47 видов животных, относящихся к следующим группам: Foraminifera, Rotatoria, Nematoda, Polychaeta, Chaetognatha, Copepoda, Mysidacea, Isopoda, Amphipoda, Decapoda, Pteropoda, Appendicularia (табл. 4). Список планктонной фауны (отмечены только те виды, которые были встречены и у поверхности льда) представлен в табл. 5.

Постоянная встречаемость некоторых видов только в пробах, собранных на поверхности льда, и их отсутствие в пробах, полученных при горизонтальных и вертикальных сетных ловах планктона, дают основание разделить криофильную фауну на две экологические



мента. Некоторые авторы высказывали предположение о возможном развитии вытравляющих из льда диатомей (по-видимому, пресноводных или солоновато-водных форм) в талой воде снежниц на поверхности льда [Nansen, 1902; Gran, 1904]. В проводившихся нами исследованиях не удалось наблюдать развитие этой группы водорослей. При микроскопировании проб, взятых из снежниц, неоднократно отмечали пустые створки пennis и центриц, но ни разу не встречали клеток диатомовых с плазмой. В культурах водорослей, выращивавшихся в талой воде снежниц, в которую добавляли питательную среду Гольдберга, диатомовые не развивались. Вероятно, специфические особенности формирования и развития льда в Арктическом бассейне создают условия, при которых стенотермный фитопланктон поверхностных вод, попадающий в толщу льда при его образовании, погибает из-за резких перепадов температуры. Эти особенности развития дрейфующего льда в Арктике являются причиной того, что клетки, включенные в его кристаллическую структуру, уже не возвращаются в воду, а постепенно, по мере роста льда, поднимаются кверху и в сезон таяния "выходят" на поверхность уже мертвыми. Вот почему часто среди льдов можно встретить серовато-коричневые сгустки диатомовых водорослей. Их микроскопический анализ показал, что в составе водорослей живых диатомовых нет.

Перечисленные факты составляют основу различий между сообществами арктического дрейфующего льда и пагона Зернова [Зернов, 1928]. Свойством первых является специфический состав организмов, приспособленных к постоянному обитанию в толще при условиях окружающей среды (см. следующий раздел этой статьи). Для второго характерно временное пребывание разнообразных организмов в анабиотическом состоянии в толще льда; весеннее таяние обеспечивает возвращение этих организмов в воду.

Развитие снежно-ледяной поверхности в четвертый и пятый периоды проходило следующим образом.

В холодное лето 1975 г. таяние протекало неактивно и сток пресной воды под лед был слабым. Уже в первую декаду августа началось похолодание и снежницы покрылись льдом. С этого момента численность *Ancylonema* sp. и *Ch. nivalis* в воде под льдом (в снежнице) стала резко уменьшаться (см. рис. 3, а). Видно, эти водоросли образуют ко времени наступления темного периода и низких температур покоящиеся споры, которые опускаются на дно (лед) снежниц, а после замерзания последних зимуют во льду под слоем снежного покрова. Хотя снежница в это время

Рис. 3. Динамика процессов в снежнице летом 1975 г. на СП-22 (а) и летом 1977 г. на СП-23 (б)

1 — процессы в талой воде; 2 — процессы в талой воде снежницы после ее замерзания; 3 — то же, после ее сквозного протаивания (образование майны)

группировки: автохтонную, постоянно обитающую у поверхности льда, и аллохтонную, обитающую у поверхности льда временно.

При выделении первой экологической группировки принимались во внимание следующие критерии: 1 - постоянная встречаемость животных обоих полов и всех возрастных стадий на поверхности льда на протяжении всего года, 2 - отсутствие видов в планктоне и 3 - постоянная связь со льдом при его дрейфе через различные районы бассейна. Критериями для выделения второй экологической группировки служили: 1 - временное пребывание видов у поверхности льда, связанное с размножением или откормом особей в разные периоды года и 2 - встречаемость видов на глубине.

Помимо видов, составляющих две указанные группировки, у поверхности льда в разное время года неоднократно отмечалось появление единичных типичных зоопланктеров. Мы рассматриваем эту третью группу как группу случайных видов, появление которых у льда вызвано действием одного или совокупности нескольких факторов (гидродинамического, географического и т.д.).

Автохтонная криофильная фауна

К этой экологической группе нами отнесены *Gammarus wilkitzkii*, *Mysis polaris*, *Derjuginia af. tolli*, *Tisbe furcata*, *Harpacticus superflexus*. *G. wilkitzkii* обитает на морской поверхности льда практически круглый год. Здесь встречаются все его возрастные стадии: молодь, неполовозрелые особи и половозрелые экземпляры, достигающие длины 46 мм. Самки вынашивают молодь в marsupium всю зиму, и выход ее в воду происходит, вероятно, в июле-августе. В апреле встречаются самки, в marsupialной сумке которых насчитывали до 180-200 экз. молоди (размер 2-4 мм). Из 25 экз. этого вида, встреченных в горизонтальных ловах на 9 станциях, 23 экз. поймано у поверхности льда. Хотя *G. wilkitzkii* в остальных ловах отсутствовал, мы его включили в число автохтонов, так как, во-первых, его постоянно наблюдали в это время на и у поверхности льда и, во-вторых, его отсутствие в некоторых пробах вызвано высокой полтижностью рачков, в результате чего они избегали сачка. Водолазные наблюдения показали, что особи этого вида не встречались в воде глубже 1-2 м от поверхности льда.

Аналогичные замечания можно сделать и в отношении *M. polaris*. Из 94 особей, найденных в пробах на 13 станциях из 21, 86 обнаружено у поверхности льда, среди них были рачки обоих полов и всех возрастных стадий. В вертикальных ловах этот вид не обнаружен.

Как *G. wilkitzkii*, так и *M. polaris* ведут, строго говоря, эпибентический образ жизни и представляют "анакатобентос" [Mohr, 1959] - "бентос, ходящий сверху ногами". При погружениях удалось наблюдать некоторые особенности поведения этих животных.

Поиск пищи или другие причины заставляют особь покидать на время поверхность льда. Смена места происходит либо за счет

передвижения по льду, либо за счет активного плавания, либо пассивного переноса подледным течением. Последнее происходит следующим образом: особь отрывается от "субстрата" на 15-20 см и в этот момент подхватывается течением, которое переносит ее на некоторое расстояние, затем она вновь прикрепляется к поверхности льда. Если новое место уже занято или "не подходит", животное повторяет "прыжок" еще раз. Такая скачкообразная смена места характерна для *M. polaris*, *G. wilkitzkii* - более активный пловец, хотя такая форма передвижения свойственна и ему.

*Derjuginia af. tolli*¹ обнаружена на 13 станциях из 21. Из 242 экз., пойманных при горизонтальных ловах по поверхности льда и на глубине 5 м, 232 экз. обнаружено на льду. В вертикальных сетных ловах не встречено ни одного экземпляра. Вероятно, *D. af. tolli* обитает в узком пограничном слое вода-лед и является эпибентической формой. Максимальная численность этого вида отмечена в сентябре-октябре, когда были обнаружены как копепоиды, так и половозрелые самцы и самки.

H. superflexus обнаружен в горизонтальных ловах на 9 из 21 станции, 39 из 45 особей поймано у поверхности льда. В вертикальных сетных сборах встречен однажды в слое 0-25 м, вероятно, у самой границы слоя вода-лед.

T. furcata обнаружен на 16 станциях из 21, 86 экз. из 95 поймано у льда. Встречены как копепоиды, так и половозрелые особи. В вертикальных ловах иногда встречался в слое 0-25 м.

Итак, на и у поверхности льда на протяжении года встречались все возрастные стадии, самцы и самки перечисленных выше видов. Здесь происходит спаривание и выведение молоди. Можно предполагать, что жизненный цикл этих видов полностью связан с нижней поверхностью дрейфующего льда и их популяции - постоянный компонент криопелагического биоценоза льдов Центрального Арктического бассейна.

Аллохтонная криофильная фауна

В эту группировку входят амфиподы *Apherusa glacialis*, *Metopa longirama*, *Neupleustes* sp., *Pseudalibrotus nanseni*, *P. glacialis* и *Gammaracanthus loricatus*.

A. glacialis является самым массовым и наиболее часто встречающимся видом на поверхности льда летом. Из 21 наблюдения аферуза была встречена в 18 случаях, а из 182 экземпляров 172 были пойманы у льда. Лишь 10 экз. были обнаружены в горизонтальных ловах на глубине 5 м и ни одного - в вертикальных сетных ловах. Несмотря на постоянное присутствие только у поверхно-

¹ В настоящее время в Зоологическом институте АН СССР проводится ревизия рода *Derjuginia*, в результате которой *Derjuginia af. tolli* (Linko, 1913) будет описана как новый вид (личное сообщение Е.Л. Мархасевой).

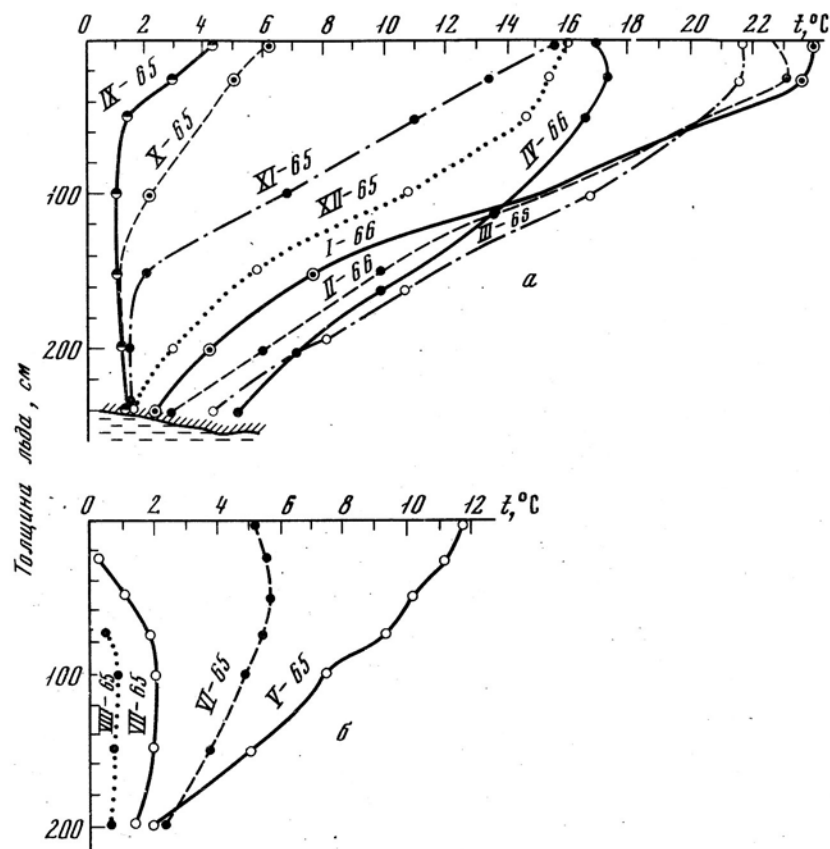


Рис. 5. Распределение температуры в толще ледяного покрова [по Гайцхоки, Спицын, 1970]
а - осенне-зимний период; б - весенне-летний период

рассол). С началом таяния ускоряется перемещение рассола из верхних горизонтов в нижние из-за увеличения пористости, возникающей в результате объемного таяния, что приводит к образованию более соленых нижних слоев [Гайцхоки, Спицын, 1970].

Одним из факторов, регулирующих процессы в толще льда, является температура воздуха: с ее изменением в течение года меняется и распределение температуры по вертикальной составляющей льда (рис. 5). Весенне-летний период характеризуется минимальным температурным градиентом между верхней и нижней поверхностями льда. В результате прогрева (поток тепла направлен сверху вниз) происходит перемещение минимума температуры с поверхности в глубь льда. Сток пресных вод, с одной стороны, и миграция рассола, с другой, обуславливают в этот период нестабильность температуры у нижней границы льда.

Для осенне-зимнего периода характерно выхолаживание верхних слоев льда (см. рис. 5, а), постепенно проникающее в нижележащие слои, и увеличение температурного градиента. Зимой распределение температуры стабильно. В течение года можно выделить четыре периода изменения температуры [Гайцхоки, Спицын, 1970]: 1 - прогревание льда (апрель-июль), 2 - летний период стабилизации температуры (август), 3 - выхолаживание (сентябрь-январь) и 4 - зимнее изотермическое состояние (февраль-март).

В этих условиях постоянно меняющегося субстрата, как уже говорилось, сохраняется постоянный состав населяющих лед организмов.

Культивирование организмов из проб льда на питательной среде Гольдберга [Ланская, 1971] показало, что во время прогревания льда и летней стабилизации температуры (см. рис. 5, б) в его толще развиваются главным образом *Chlorophyta*: *Chlorella (mirabilis?)*, *Chlamidomons snowiae*, *Ch. slobosa*, *Ch. (atactogama?)*, *Chlorohormidium subtile*, *Trachelomonas* sp. В пробах весеннего льда, кроме зеленых водорослей, в культурах развивались бесцветные жгутиконосцы *Monas* sp., *Ochromonas* sp., а также амёбы (*Amoebae* sp.). Культивирование проводили в талой воде с естественной соленостью (0,21‰). Диатомовые водоросли в этих культурах не развивались, однако они прорастали при экспонировании проб льда в морской воде (34‰), к которой был добавлен питательный раствор. Интересно, что диатомеи росли в культурах только из нижних слоев льда, граничащих с водой, и не развивались в пробах из вышележащих слоев.

Эти данные позволяют предполагать, что диатомовый планктон, попадая в кристаллическую структуру льда, сохраняет еще некоторое время способность к делению. При дальнейшем нарастании льда, а следовательно, и "подъеме" диатомовых слоев вверх, где наблюдается более высокий сезонный температурный градиент, клетки диатомовых погибают в условиях низких отрицательных температур. Микроскопический анализ сестона, выделенного фильтратом талой воды, полученной после растапливания проб, взятых с различных горизонтов многолетнего льда, подтверждает это предположение. Клетки диатомовых из нижних (морских) слоев содержали плазму; тогда как в средних и верхних горизонтах ледовой толщи наблюдались только их пустые бесплазменные панцири.

В литературе по вегетации ледовых арктических и антарктических диатомовых [Усачев, 1949; Apollonio, 1961; Meguro, 1962; Bunt, 1963; Burkholder, Mandelli, 1965; Meguro et al., 1967; Hoher, 1976; Буйницкий, 1973; и др.] приводятся данные по составу и фотосинтезу этих водорослей. Было показано, что максимальное развитие диатомовых наблюдается не на самой поверхности льда, а в слоях, близких к границе раздела фаз вода-лед. Это своего рода бентосная флора ["bottom type flora" - Meguro et al., 1966]. Здесь образуется массовое скопление клеток, придающее слоям темно-коричневый цвет. Численность клеток в таких слоях превышает

сти льда, мы относим этот вид ко второй группировке, поскольку среди просмотренных 172 экз. в течение лета не обнаружено ни одной половозрелой особи. Видимо, летом аферузы откармливаются и растут, а с наступлением темного периода опускаются на глубину, где и происходит их размножение. Зимой в поверхностном планктоне появляется молодь аферузы [Павштикс, 1980], но у поверхности льда ни зимой [Barnard, 1959; George, Allen, 1970], ни весной [Мельников, 1978] ее взрослых особей не обнаружено. В планктонных ловах, проводившихся зимой, *A. glacialis* была обнаружена в промежуточных арктических водах (175–300 м). *M. longirama* и *Neupleustes* sp. ведут себя противоположным образом. Оба вида присутствовали в горизонтальных ловах в июне, затем исчезли и вновь появились у льда лишь в сентябре и, видимо, оставались здесь всю полярную ночь (в пробах, собранных после окончания полярной ночи, оба вида были встречены у льда). Анализируя приведенные факты, можно предположить, что *A. glacialis*, *M. longirama* и *Neupleustes* sp. составляют специфическую группу мелких амфипод, сменяющих друг друга в летне-осенний и зимне-весенний сезоны на поверхности льда.

Появление *P. nanseni*, *P. glacialis*, *G. loricatus* у поверхности льда также имеет циклический характер: они чаще встречаются здесь весной и осенью и реже летом. В пробах обнаружены как неполовозрелые особи, так и взрослые самцы и самки. Примером может служить *P. nanseni*. Установлено [Barnard, 1959; George, Allen, 1970], что нерест у него проходит зимой. Половозрелые особи появляются у льда с наступлением полярной ночи. Нам удалось наблюдать массовое скопление этого вида в середине ноября подо льдом на СП-22 в 1975 г. (неопубликованные данные). Вполне возможно, что гемипопуляции *P. nanseni*, *P. glacialis* и *G. loricatus* зимой занимают экологическую нишу *A. glacialis*, которая в этот период года проходит свое развитие на глубине.

Группировка случайных видов криобиоценоза

К этой экологической группировке относятся те виды, которые были встречены у поверхности льда один-два раза за год. Их появление у льда определяют следующие факторы.

Географический. Во время дрейфа станции СП-23 в Восточно-Сибирском море над глубинами 150–200 м в лунке были пойманы амфиподы *Anonyx nugax*, *Weyprechtia pinguis* и декапода *Eualus gaimardi belcheri* (табл. 6). Это массовые аркто-бореальные формы [Бушуева, 1977], видимо, попадающие на лед с мелководий. После выноса льдины с шельфа в Центральный Арктический бассейн эти виды больше не встречались.

Гидродинамический. Единичные появления у поверхности льда фораминифер, радиолярий, хетсгнат, крылоногих моллюсков и остракод, не имеющие никакой цикличности, вызваны вертикальной конвекцией вод. Это особенно заметно после резкой смены

Таблица 6

Видовой состав криопелагической фауны, собранной ловушками на приманку*. СП-23, 1977–1978 гг.

Вид		№ лова						
		1	2	3	4	5	6	7
<i>Mysis polaris</i>	♀	-	-	3	-	-	-	-
	♂	-	-	1	-	-	-	-
<i>Phryxus abdominalis</i>	♀	1	-	-	-	-	-	-
<i>Parathemisto libellula</i>		-	-	-	-	24	-	-
<i>Cyclocaris guilelmi</i> juv.		-	-	-	-	-	14	-
	♀	-	-	-	-	-	6	-
<i>Anonyx nugax</i>	♀	-	3	-	-	-	-	-
<i>Gammarus wilkitzkii</i> juv.		-	-	-	43	-	-	6
	♀	-	1	3	1	-	-	28
	♂	-	-	5	1	-	-	6
<i>Eualus gaimardi belcheri</i> juv.	♂	17	7	7	-	-	-	-
	♀	-	3	2	-	-	-	-

*Численность видов дана в экз./лов при экспозиции ловушек подо льдом в течение 4 час.

направления дрейфа ледового поля, когда происходит интенсивное перемешивание поверхностных арктических вод подо льдом.

Сезонные вертикальные миграции планктона. Появления у льда массовых представителей арктического зоопланктона – *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Pseudocalanus* spp., *Oithona similis*, *Spinocalanus magnus*, *Lucicutia polaris*, *Metridia longa*, *Mormonilla polaris* – вызываются онтогенетическими миграциями этих видов. Так, популяции *C. glacialis* и *C. hyperboreus*, зимующие в промежуточных арктических и атлантических водах, летом начинают подъем к поверхности, где проходит их нерест и откорм [Павштикс, 1980]. В июне–июле *C. glacialis* присутствовал в горизонтальных ловах в единичных количествах, но в пробе 26 июня было обнаружено несколько десятков экземпляров. Такое массовое скопление особей *C. glacialis* у льда наблюдалось одни сутки. На следующий день, 27 июня, его численность резко уменьшилась и на протяжении августа–октября измерялась единицами на 1 м³. Аналогично поведение популяции *C. hyperboreus*.

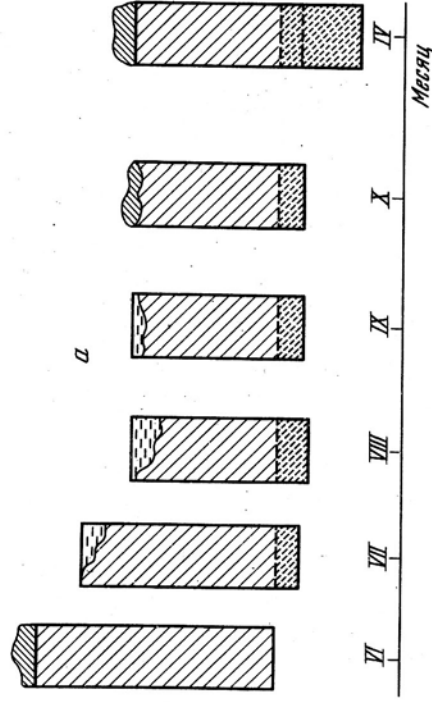


Рис. 6. Изменение толщины льда (а) и его влияние на прохождение фотосинтетически активной радиации (ФАР) (б). СП-23, лето 1977 г.

1 - снег; 2 - многолетний лед; 3 - талая вода снежниц; 4 - молодой лед; 5 - падающая ФАР; 6 - проходящая сквозь лед ФАР; 7 - прохождение ФАР под лед, в % к падающей

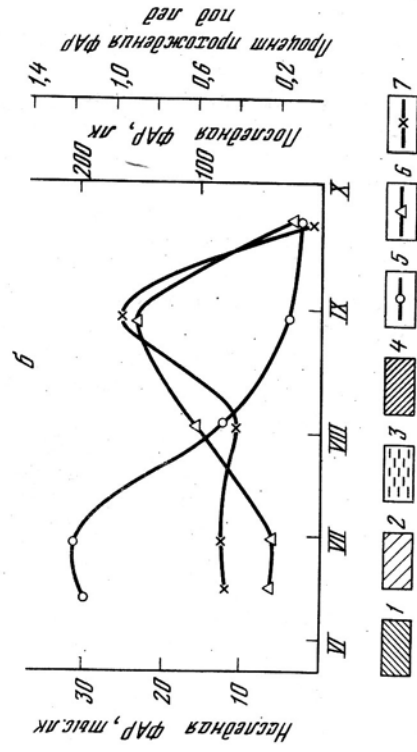
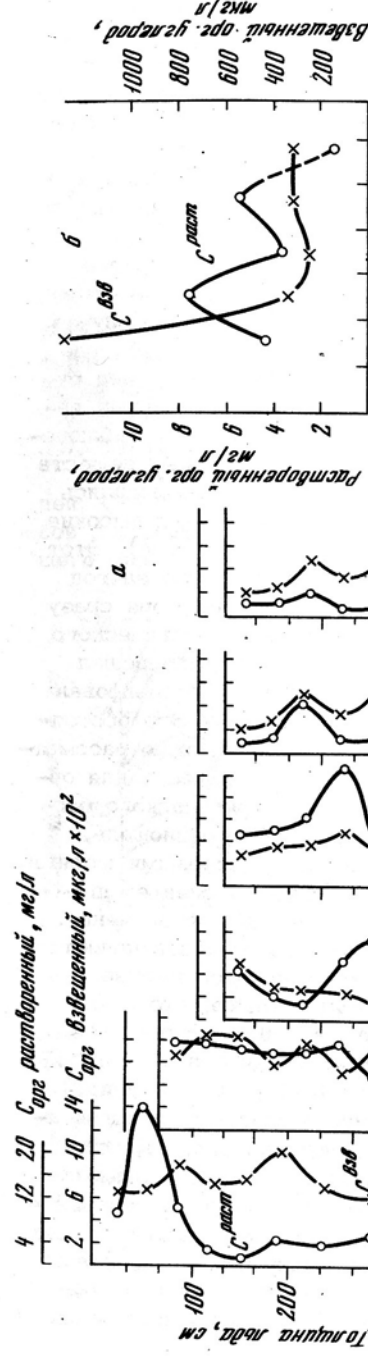
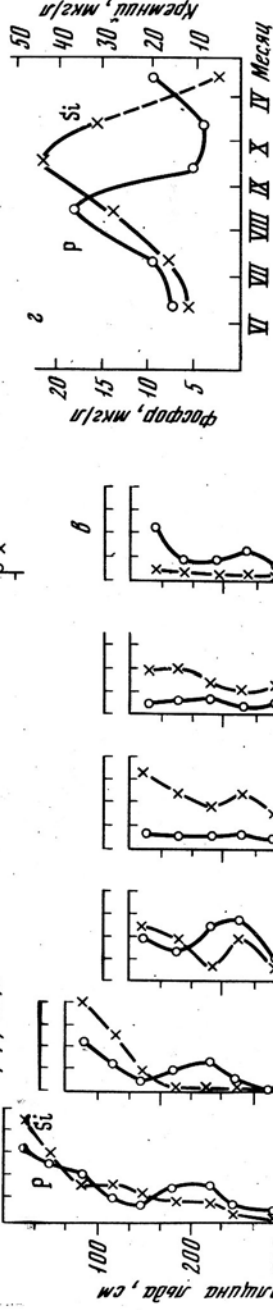


Рис. 7. Распределение растворенного и взвешенного органического углерода (а, б) и минеральных форм кремния и фосфора (σ , η) в толще многолетнего льда, СП-23, 1977-78 гг. все значения для каждого горизонта приведены к одному уровню в соответствии с изменением толщины льда при его таянии и образовании. На рис. б и η даны средние значения каждой из концентраций во времени для всей толщи льда

4 12 20 $C_{орг}$ растворенный, мг/л
2 6 10 14 $C_{орг}$ взвешенный, мг/л $\times 10^2$



20 60 Кремний, мг/л
20 40 Фосфор, мг/л



Значительное увеличение численности *P. elongatus* и *P. minutus* у поверхности льда наблюдалось в октябре, когда плотность их популяций достигла 278 экз./м³ (копеподиты II и III стадий). В это же время была отмечена высокая численность копеподитов в слое 0–25 м (298 экз./м³).

ОБСУЖДЕНИЕ

Андрияшев [1967], рассматривая ледовую фауну антарктического припая, выделяет две экологические группировки животных: 1 – собственно ледовую фауну, существующую, хотя бы временно, в нижней толще льда, и 2 – подледную фауну, организмы которой не заходят непосредственно в рыхлый лед, но трофически связаны в большей или меньшей степени с ледовой группировкой. В первую группировку входят Polychaeta (2 вида), Calanoida (молодь), Cusculoroida (1 вид), Harpacticoida (3 вида), Amphipoda (2 вида) и один вид рыб (*Trematomus borchgrevinkii*); во вторую – планктонные ракообразные Euphausiidae, Hyperiididae, Gammaridea, Calanoida и несколько видов рыб.

Андрияшев [1967] считает, что критерии для выявления видов подледной группы менее определенны, чем для собственно ледовой фауны. Четкой границы между этими двумя экологическими группировками нет, и вполне возможно, что некоторые из животных (главным образом ракообразные), отнесенных ко второй из них, в действительности входят в состав первой. Отсутствие четкой границы объясняется строением льда: рыхлая неплотная структура его нижних горизонтов проницаема для всех представителей растительного и животного планктона. Для характеристики этого типа льда Мегуро [Meguro, 1962] ввел понятие "планктонный лед". С наступлением похолодания происходит смерзание рыхлой структуры льда в плотный монолит, и в этот момент фауна, входящая в состав первой экологической группировки, покидает ячейки планктонного льда или частично остается в его толще. Наблюдения за составом криофильной фауны, вмерзающей в припайный лед [Андрияшев, Грузов, 1974], показали, что наряду с планктонными ракообразными в него входят и такие донные беспозвоночные, как актинии, морские ежи и звезды. Эти животные после весеннего таяния льда выпадали в воду или на дно и продолжали развиваться.

В Арктике наблюдается совершенно иная картина: криофильная фауна развивается в условиях подвижного и постоянно обновляющегося субстрата [Мельников, 1980]. Дрейфующий лед постоянно растет снизу вверх со скоростью, зависящей от его толщины. Так, нарастание снизу зимой на льдах толщиной 3–4 м происходит со скоростью 0,10–0,15 см/сут и за зиму составляет 30–70 см [Грищенко, 1977; Мельников, 1978]. Для более тонких льдов скорость нарастания, а следовательно, и мощность образующегося за зиму льда выше. Летнее таяние снизу, напротив, незначительно и

охватывает главным образом молодой лед, сформировавшийся на поверхности старого после стока талых пресных вод. Порядок величин стаивания молодого льда снизу составляет 5–25 см [Makut, Greenfell, 1975; Грищенко, 1977; Мельников, 1979]. Таким образом, в условиях постоянно растущего субстрата вероятность вхождения в воду животных, которые по тем или иным причинам оказались бы вмерзшими в лед, в Арктике мала. Микроскопический анализ сестона, выделенного из проб, взятых в районе полигона наблюдений за фауной, показал, что в ледовую толщу не попадают не только взрослые особи криопелагической фауны, но и ее молодь.

Самое характерное свойство криопелагической фауны дрейфующего льда состоит в том, что все представители ее трех экологических группировок – активно двигающиеся животные, у которых, в отличие от животных пагона, отсутствует стадия анабиоза. Последние "переживают" зиму, вмерзая в лед в состоянии депрессии и после весеннего таяния вновь возвращаются в воду. Эта экологическая особенность развития некоторых беспозвоночных характерна как для пресноводных [Зернов, 1928], так и для морских водоемов [Андрияшев, Грузов, 1974]. Зернов [1928] приводит список 117 видов планктонных животных, вмерзающих зимой в лед и "оживающих" весной после возвращения в воду.

Отсутствие покоящейся стадии у организмов, переживающих полярную ночь – период, когда отсутствует фотосинтетическая ассимиляция органического вещества, – невыгодно с точки зрения энергетических затрат в биотопе. Можно поэтому предполагать, что у видов криофауны в это время должно иметь место снижение двигательной активности (особенно у животных, относящихся к первой экологической группировке). Эксперименты с *Gammarus wilkitzkii* [George, Allen, 1970], проводившиеся *in situ* при температуре минус $1,8 \pm 0,1^\circ\text{C}$, показали, что у особей этого вида действительно существуют периоды покоя после активного плавания.

В пределах ареала *G. wilkitzkii* в направлении с юга на север наблюдается увеличение средних размеров особей от 30–36 мм на шельфе окраинных морей [Цветкова, 1977] до 40–46 мм в Центральном Арктическом бассейне [Куликов, 1980], что соответствует правилу Бергмана [Гептнер, 1936].

Увеличение размеров и уменьшение активности животных можно рассматривать как следствие снижения уровня физиологического обмена в условиях ограниченного запаса питательных веществ, т.е. как одну из форм адаптации видов к экстремальным условиям существования в Центральном Арктическом бассейне.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А.П. О микрофлоре и фауне, связанной с антарктическим припайным льдом. – Зоол. журн., 1977, т. 44, вып. 10.
Андрияшев А.П., Грузов Е.Н. Биологические сообщества у берегов Антарктиды. – В кн.: Наука и человечество. М.: Знание, 1974.

Таблица 1

Содержание минеральных и органических веществ в кристаллической структуре различных типов арктического дрейфующего льда (средние данные для всей толщи льда)

Координаты, дата отбора пробы	Мощность льда, см	Соленость, ‰	Фосфор, мкг/л	Кремний, мкг/л	Сорг. взвешенный, мкг/л	Сорг. растворенный, мкг/л
13.04.76 84°15' с.ш., 119°00' з.д.	68	11	21	420	100	2,4
13.04.76 84°28' с.ш., 95°18' з.д.	202	6	3	25	70	2,4
23.04.76 81°10' с.ш., 1°20' в.д.	40	4	4	18	90	2,1
24.04.76 83°33' с.ш., 140°59' з.д.	120	27	50	13	120	2,1
24.04.76 83°33' с.ш., 141°05' з.д.	20	9	22	115	51	2,8
24.04.76 84°07' с.ш., 30°00' в.д.	130	3	4	10	35	1,9
27.04.76 83°30' с.ш., 53°00' в.д.	130	4	2	3	180	2,4

На рис. 9 представлены данные по прохождению солнечной радиации сквозь льды различных типов. Проникновение света сквозь одно- и многолетний лед зависит от его толщины и состояния ледовой поверхности. Наибольшей проникающей способностью обладает излучение в области 430–550 нм (рис. 9), на которую приходится и максимум поглощения у хлорофилла "а" и каротиноидов. При определенных условиях диапазон проникающей радиации может расширяться до 400–800 нм; области спектра, лежащие выше и ниже, срезаются тонким слоем льда.

Наши наблюдения на СП-23 [Мельников, 1978] показали, что проникновение света под лед начинается задолго до таяния снега (в апреле) и продолжается еще тогда, когда солнце находится над горизонтом на высоте 0–5°, а лед покрыт 15–20-сантиметровым слоем снега (середина сентября). Можно полагать, что количество света, проходящего сквозь снежно-ледяной покров в этот период, достаточно, чтобы проходил фотосинтез.

Вегетация ледовой флоры начинается на поверхности снежно-ледяного покрова и постепенно охватывает всю его толщу. Эквивалентная биомассе концентрация аденозинтрифосфата (АТФ) [Holm-Hansen, Booth, 1966] достигает максимальных значений в июне-июле в верхних горизонтах (рис. 10). После стаивания сверху более 1 м льда (осень) наблюдается высокое прохождение фотосинтетически активной радиации (ФАР), хотя общая облученность поверхности к этому времени уменьшается на порядок (см. рис. 6, б). Уменьшение и последующая стабилизация толщины льда приводят к тому, что в этот период под многолетний лед максимально проникает свет желто-зеленой области спектра, которому соответствует максимум поглощения у хлорофилла и каротиноидов. Именно в августе-сентябре отмечены максимальные концентрации АТФ и пигментов во всей толще льда (см. рис. 10, в, г). В распределении АТФ наблюдаются два максимума: в августе у нижней (морской) и в сентябре у верхней поверхности льда. Располагая данными культивирования водорослей из проб, отобранных в этот период (см. выше), можно предполагать, что рост биомассы наверху обусловлен развитием автохтонной ледовой флоры (Chlorophyta), а внизу – аллохтонными водорослями (Diatomea).

Анализ распределения средних значений концентрации АТФ и пигментов по всей толще льда (среднее из определений концентрации на 7–9 горизонтах) показал, что высокое содержание АТФ и пигментов, наблюдавшееся в июне, несколько уменьшается в июле. Так как наблюдения были начаты в середине июня (максимальная высота солнца, прохождение ФАР под лед составляет 0,28% падающей на поверхность радиации; рис. 6, б), возможно, что высокие концентрации в это время были вызваны летней вспышкой развития ледовой флоры в верхних горизонтах. Последующее стаивание сверху уничтожило эти слои, и наблюдавшееся в августе-сентябре увеличение концентрации АТФ и пигментов во льду было следствием осеннего "цветения" флоры.

- Бушueva И.В. К вопросу об экологии и распределении Amphipoda, Gammaridea на мелководьях Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. — В кн.: Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1977, т. 14(22).
- Гептнер В.Г. Общая зоогеография. М.: Биомедгиз, 1936.
- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земли Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения. — В кн.: Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1977, т. 14(22).
- Грищенко В.Д. Исследование рельефа верхней и нижней поверхности дрейфующих льдов Арктического бассейна: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л.: ААНИИ, 1977.
- Грузов Е.Н., Пропп М.В., Пушкин А.Ф. Биологические сообщества прибрежных районов моря Дейвиса (по результатам водолазных наблюдений). — Информ. бюл. СЭЗ, 1967, № 65.
- Зернов С.А. О зимовке водных организмов во льду и мерзлой земле, по материалам Н.В. Болдыревой, П.П. Шарлиной и Ю.Д. Шмелевой. О "паго-не" — новый термин. — Рус. гидробиол. журн., 1928, т. 7, № 1/2.
- Куликов А.С. К экологии двух видов гаммарид и мизиды в криопелагическом биоценозе Центрального Арктического бассейна. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Мельников И.А. Гидробиологические исследования в Северном Ледовитом океане (весна 1978 г.). — Океанология, 1978, т. 18, вып. 6.
- Мельников И.А., Цинковский В.Д. Гидробиологические исследования в Северном Ледовитом океане на СП-23 (май-октябрь 1977 г.). — Океанология, 1978, т. 18, вып. 2.
- Мельников И.А. Криобиологические наблюдения в Центральном Арктическом бассейне (метод и некоторые результаты исследований). — Океанология, т. 19, вып. 1, 1979.
- Павштик Е.А. О некоторых закономерностях в жизни планктона Центральной части Арктического бассейна. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Палибин М.В. Микроорганизмы как разрушители полярных льдов. — Изв. Центр. гидромет. бюро, 1925, т. 5.
- Цветкова Н.Л. Некоторые вопросы экологии, роста и продукции двух видов гаммарид (Amphipoda, Gammaridae) в высоких широтах Арктики. — В кн.: Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1977, т. 14(22).
- Усачев П.И. Микрофлора полярных льдов. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1949, т. 3.
- Apollonio S. The chlorophyll content of Arctic sea-ice. — Arctic, 1961, vol. 14, N 3.
- Barnard J.L. Epipelagic and under-ice amphipoda of the Central Arctic basin. — Geophys. Res. Pap., N 63: Sci. Stud. Fletcher's Ice Island, T-3, 1952-1955, 1959, vol. 1.
- Cleve P.T., Grunov A. Beiträge zur Kenntniss der arctischen Diatomeen. — Kgl. Sven. vetensk. Akad. handl., 1880, Bd. 17.
- Diskie G. On the algae found during the Arctic expedition. — Ebenda, 1880, vol. 17.
- Ehrenberg C.G. Einer Nachtrag zu dem Vortrage über Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Süd- und Nord Amerika. — Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, 1841.
- English T.S. Primary production in the central North Polar sea, drifting Station Alpha, 1957-1958. — In: Pap. pres. 1st Intern. Oceanogr. Congr. New York, 1959.
- George R.Y., Allen Z.P. USC-FSU biological investigations from the Fletcher's ice island T-3 on deep-sea and under-ice benthos of the Arctic Ocean. — Univ. S. Calif. Dept. Biol. Sci. Techn. Rept, 1970, N 1.
- Gran H.H. Diatomaceae from the ice-floes and plankton of the Arctic ocean. — In: Norw. North Polar Exped. 1893-1896, Sci. Results, vol. 4 (1900). 1904.
- Horner R.A. Sea ice organisms. — Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1976, vol. 14.
- Maykut G.A., Grenfell T.C. The spectral distribution of light beneath first-year sea ice in the Arctic Ocean. — Limnol. Oceanogr., 1975, vol. 20, N 4.
- Meguro H. Plankton ice in the Antarctic Ocean. — Antarct. Rec., 1962, vol. 14.
- Mohr J.L. Marine biological work. — Geophys. Res. Pap. N 63: Sci. Stud. at Fletcher's Ice-Island, T-3, 1952-1955, N 1, 1959.
- Mohr J.L., Tibbs J. Ecology of ice substrates. — In: Proc. Arctic Basin Symp., Oct, 1962, Arct. Inst. N. Amer., 1963.
- Peckham V. Year-round SCUBA diving in the Antarctic. — Polar Rec., 1964, vol. 12, N 77.
- Ray C. Stalking Seals under Antarctic ice. — Nat. Geogr. Mag., 1966, N 129.
- Schoemaker C. Amphipoda collected at the Arctic Laboratory, Office of Naval Research, Point Barrow, Alaska by G. E. Mac-Ginitie. — Smithsonian Misc. Coll., 1955, vol. 128 (1), publ. 4209.