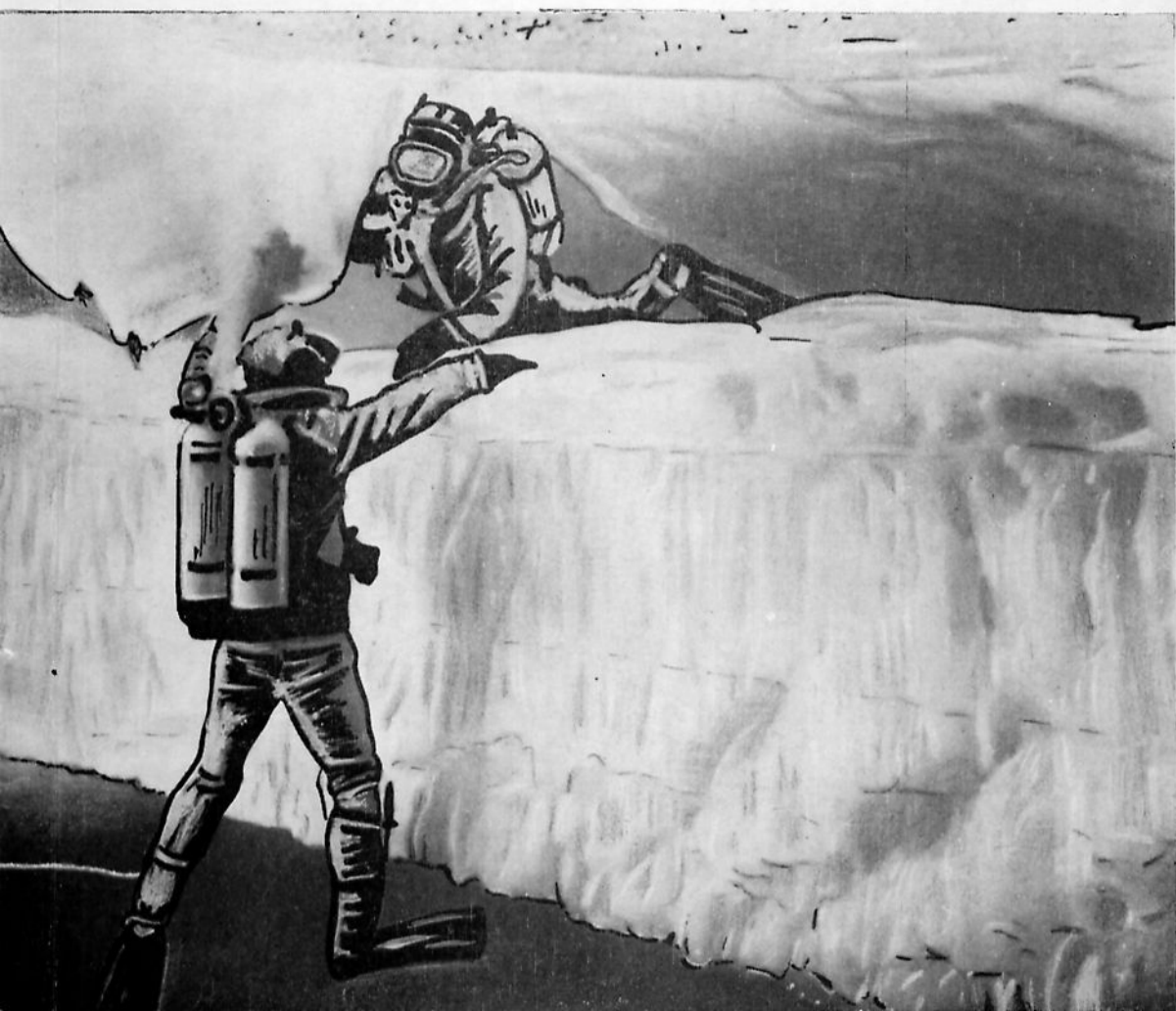




И. А. МЕЛЬНИКОВ

ЭКОСИСТЕМА АРКТИЧЕСКОГО МОРСКОГО ЛЬДА



Памяти Финна Мальмерена,
павшего среди льдов Арктики
за жизнь других —
посвящается.

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
P. P. SHIRSHOV INSTITUTE OF OCEANOLOGY

Melnikov I. A.

ECOSYSTEM OF THE ARCTIC SEA ICE

Chief Editor Prof. M. E. Vinogradov

Moscow 1989

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ им. П. П. ШИРШОВА

И. А. МЕЛЬНИКОВ

ЭКОСИСТЕМА
АРКТИЧЕСКОГО МОРСКОГО ЛЬДА

Ответственный редактор член-корреспондент АН СССР
М. Е. ВИНОГРАДОВ

ЭКОСИСТЕМА АРКТИЧЕСКОГО МОРСКОГО ЛЬДА

Мельников И. А. 1989 г.

Монография посвящена исследованию состава, структуры и функционирования экосистемы арктического морского льда. В основу работы положены материалы, собранные автором на дрейфующих станциях «Северный Полюс» в 1975—1981 г., а также литературные источники.

Морской арктический ледовый покров рассматривается как целостная и устойчивая во времени экологическая система. Дается подробный анализ пространственно-временных характеристик, физической структуры и химического состава морского льда, а также видового состава ледовых организмов. Рассматриваются экологическая структура и механизмы, поддерживающие стабильность экосистемы как в пределах толщи льда, так и в географических масштабах океана. Приводятся количественные данные, характеризующие функционирование сообществ на летней и зимней стадиях развития ледового покрова, круговорот веществ и трофические связи в экосистеме. Построена новая концепция о функционировании сообществ в центральной части Северного Ледовитого океана, постоянно занятого мощными морскими многолетними льдами. Предложено выделить сообщества, населяющие морские льды, в самостоятельный класс водных сообществ (наравне с основными классами водных биоценозов — нейстоном, планктоном и бентосом) и называть этот новый класс — «крион», а пространство, занятое морскими льдами и населяющими их сообществами — «криаль».

Книга рассчитана на полярных океанологов, гляциологов, морских гидробиологов и студентов-биологов.

ECOSYSTEM OF THE ARCTIC SEA ICE

Melnikov I. A.

Monography is dedicated to study of composition, structure and function of the arctic sea ice ecosystem. Investigation is based on materials collected by author at the drifting stations «North Pole» 1975—1981 and also literature cited.

Arctic sea ice cover considered as an integral and steady—stable ecological system. Detailed description of time-scale characteristics, physical structure, chemical compounds and species composition of sea ice have been discussed. Ecological structure and mechanisms maintained stability of ecosystem both within thickness of ice and within geographical scale of ocean are also shown. The quantitative data characterised the function of communities during summer and winter evolution of sea ice cover, nutrients flux and trophic relations in the sea ice ecosystem are listed. New conception on the community's function in the central part of the Arctic ocean occupied by the fast multi-year sea ice have been constructed. It has been proposed to name the sea ice communities as «cryon» (equal to fundamental classes of water communities — neiston, plankton and benthos), but the ocean space occupied by the sea ice cover with its inhabitants — «cryal».

ПРЕДИСЛОВИЕ

В принятых границах (Атлас океанов, 1980) Северный Ледовитый океан (СЛО) занимает площадь 14,69 млн. км², из которых 11,08 млн. км² приходится на долю морских льдов (Захаров, 1981). Хотя занимаемая ими площадь в масштабах Мирового океана относительно невелика (около 4%), вместе с тем очевидно, что их изучение важно для понимания места и роли льдов в современном балансе вещества и энергии в северном полушарии.

Несмотря на более чем вековую историю изучения морских арктических льдов, биология этой группы льдов криосферы долгое время оставалась, а в значительной степени и до сих пор остается одной из самых слабо исследованных наук ледоведения. До последнего времени сведения о систематическом составе ледовых организмов, а также о таких важных экологических показателях, как первичная продукция ледовой флоры, содержание биогенных элементов, пигментов и др., были известны почти исключительно для сезонных льдов, образующихся главным образом на акватории мелководных арктических морей. Сведения же для многолетних льдов — одного из самых характерных компонентов ледового покрова Северного Ледовитого океана — малочисленны и фрагментарны. Достаточно сказать, что для последних буквально до середины 70-х годов в литературе имелось несколько публикаций, посвященных составу флоры (Усачев, 1949; Gran, 1904), фауны (Barnard, 1959; George, Allen, 1970), хлорофилла «а» (Apollonio, 1961). При этом ни сезонные, ни многолетние морские льды как единая экологическая система не рассматривались. Значительный пробел в знаниях по данному вопросу явствует хотя бы из того, что в таких фундаментальных трудах, как «Основы экологии» (Одум, 1975) и «Основы общей экологии» (Риклефс, 1979), среди обзоров основных экосистем моря и суши экосистемы как арктических, так и антарктических морских льдов вообще не обсуждались.

В настоящее время возрастает интерес к всестороннему изучению полярных областей в связи с расширением использования природных богатств Крайнего Севера и особенно с разработкой запасов нефти и газа на шельфе арктических морей. Вместе с интенсификацией производства ожидается возрастание антропогенных нагрузок на морские экосистемы Арктики. Учитывая их высокую уязвимость, может возникнуть реальная угроза нарушения сложившегося здесь экологического равновесия. Понимая такую опасность, в «Основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1986—1990 гг. и на период до 2000 г.» прямо указано на необходимость осуществления мер по усилению охраны водоемов арктической зоны и сохранению природной среды континентального шельфа. В этих условиях важнейшей задачей научных исследований становится разработка теоретических основ прогноза экологических последствий от такого рода воздействий на арктическую биоту. Для составления точных прогнозов и рекомендаций нужны сведения обо всех элементах экосисте-

мы пелагиали Северного Ледовитого океана и в первую очередь — об экосистеме морского арктического льда, воспринимающего на себя всю «тяжесть» антропогенных нагрузок.

Таким образом, необходимость изучения биологии морских льдов диктуется не только чисто научными, но и народнохозяйственными потребностями.

Основной целью данного исследования является изучение состава, структуры и функционирования экосистемы арктического морского льда. При этом основное внимание уделяется изучению экосистемы морских многолетних льдов, поскольку именно эта возрастная группа является важнейшей составной частью постоянно существующего ледового покрова центральной части СЛО — Арктического бассейна. Сезонные льды, формирующиеся главным образом на периферии океана, в арктических морях, в данном исследовании рассматриваются в общих чертах.

Согласно концепции Е. Одума (1975), под экологической системой подразумевается «...любое единство, включающее все организмы (т. е. сообщество) на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ внутри системы», т. е. такой обмен веществами между биотической и абиотической частями внутри системы (биоценозом и биотопом), при котором хотя бы на короткое время устанавливается функциональная стабильность.

Исходя из этой концепции, чтобы установить, что морской арктический лед представляет целостную и устойчивую во времени экологическую систему, необходимо провести качественный и количественный анализы его абиотических и биотических компонентов, выделить основные сообщества и показать, каким образом обеспечивается их функциональная стабильность как в пределах вертикальной структуры льда, так и в географических масштабах бассейна. Кроме того, необходимо рассмотреть особенности функционирования сообществ на зимней и летней стадиях развития льда, а также круговорот веществ и трофические связи в экосистеме.

Для выполнения этой цели необходимо решение следующих задач:

- проведение анализа пространственно-временных характеристик и физико-химической структуры биотопа льда;

- изучение таксономической структуры сообществ, биотопически связанных со льдом;

- установление функциональных связей между биотическими и абиотическими частями экосистемы;

- исследование годового цикла функционирования сообществ в экосистеме;

- выявление механизмов, обеспечивающих стабильность вертикальной структуры экосистемы и ее стабильность в пределах океана;

- изучение основных потоков веществ и особенностей обмена веществом и энергией между льдом и водой;

- построение трофической схемы экосистемы арктического морского льда.

Помимо перечисленных основных задач, представляется важным оценить роль морского льда в продуцировании органического вещества и его накоплении на летней стадии развития экосистемы, а также сравнить первичную продукцию ледовой флоры и фитопланктона.

Положенные в основу данного исследования материалы по своему объему и географическому охвату значительно превосходят все имеющиеся в настоящее время в литературе материалы, что дает воз-

можность для детального и разностороннего анализа структуры арктического морского льда и служит основой для систематизации разрозненных сведений, полученных в других экспедициях и экспериментах. Тем не менее собственных материалов было не всегда достаточно, и особенно в тех случаях, когда дело касалось анализа структуры биотопа, физического строения, поведения жидкой фазы, пространственно-временных характеристик и т. п. Поэтому в работе были использованы все доступные литературные источники, посвященные этим вопросам.

Представленный материал далеко не безупречен. Так, например, не удалось наиболее полно оценить обилие водорослей, образующих массовые скопления на нижней поверхности льда, поскольку для получения такого рода информации требовалось проведение многочисленных трудоемких водолазных погружений на большей площади бассейна, что связано с определенными трудностями, преодоление которых пока не представляется возможным. Не удалось также провести более достоверную оценку первичной продукции ледовой флоры в толще льда, так как пока еще нет методики, позволяющей измерять ее величину без нарушения истинных условий обитания водорослей. Имеются и другие недостатки такого рода. О них в соответствующих разделах делаются специальные замечания.

При изучении собранного материала выяснилось, что на данном этапе исследований такой многофункциональной системы, как морской арктический лед, невозможно охватить все элементы этого сложного природного комплекса. Поэтому поставленные задачи были ограничены только таким кругом проблем, решение которых давало возможность судить о качественном и количественном составе населяющих лед сообществ, закономерностях построения вертикальной структуры биотопа и функциональной связи между биотопом и биоценозом. Руководящей идеей в разработке данной темы исследования были слова великого соотечественника — адмирала Степана Осиповича Макарова: «Обобщение никогда не преждевременно — оно может быть основано на большом числе наблюдений или на малом, иметь прочный фундамент или менее прочный фундамент, но оно всегда полезно для обзора и проверки уже сделанного и для того, чтобы правильнее наметить ход дальнейших исследований» (С. О. Макаров. «Витязь» и Тихий океан. Т. 1. СПб, 1884, с. 6).

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность за оказанную помощь в сборе материалов на дрейфующих станциях «Северный Полюс-22, 23 и 24» следующим товарищам: Гордину О. Г., Гриценко В. Д., Кадачигову Г. А., Кисилеву В. В., Кошелеву Б. Ф., Криницыну П. Н., Павлову Г. Л., Чихачеву С. С., Циновскому В. Д., Шестакову Н. Ф. При обработке материалов неоценимая помощь была оказана автору со стороны Беляевой Т. В., Бондарчук Л. Л., Верещагиной И. Н., Куликова А. С., Чесунова А. В. Автор глубоко признателен Бордовскому О. К., Виноградову М. Е., Гептнеру М. В., Кашкину Н. И., Кучеруку Н. В., Несису К. Н., Резниченко О. Г., Семиной Г. И. за обсуждение ряда вопросов и ценные замечания по теме данного исследования. Особую благодарность автор выражает Ю. Б. Околоткову, взявшему на себя нелегкий труд просмотреть и выправить фитологическую часть работы.

Глава I. ВВОДНАЯ

1.1. История исследования

В отличие от истории арктических гидробиологических исследований, богатой многочисленными экспедициями и открытиями, связанными с именами выдающихся отечественных и зарубежных ученых: А. П. Андрияшева, В. Г. Богорова, К. А. Бродского, М. А. Виркетис, Е. Ф. Гурьяновой, Г. П. Горбунова, К. М. Дерюгина, Л. А. Зенкевича, И. А. Киселева, Н. М. Книповича, Л. К. Линко, П. И. Усачева, П. П. Ширшова, З. А. Филатовой, В. А. Яшнова, М. J. Dunbar, R. S. B. Digby, H. H. Gran, R. Y. Menzies, F. Nansen, F. K. Kjelman, G. O. Sars, G. Thorson, K. F. Viborg и др., история криобиологических исследований в Арктике довольно скромна.

Исторически сложилось так, что морской лед, как биологический субстрат, долгое время оказывался вне поля зрения большинства экологов, изучавших качественное и количественное разнообразие арктического планктона, nekтона и бентоса, хотя изучению физических характеристик льда уделялось большое внимание. В настоящее время благодаря усилиям отечественных и зарубежных исследователей получены многочисленные данные о пространственно-временных параметрах льда, его динамике, физической структуре, формировании жидкой фазы и миграции солей и др. (Макаров, 1901; Колчак, 1909; Визе, 1933; Сомов, 1939; Зубов, 1945; Буйницкий, 1951; Гордиенко, 1958; Савельев, 1963; Цуриков, 1976; Богородский, Гаврило, 1980; Захаров, 1981; Weyprecht, 1879; Nansen, 1902; Whitman, 1926; Malmgren, 1927; Adams et al., 1960; Dunbar, Wittman, 1963; Untersteiner, 1963; Ponder, 1965 и др.). Разработаны основы физической и термодинамической моделей строения морского льда (Anderson, Weeks, 1958; Assur, Weeks, 1963; Maykut, Untersteiner, 1971). Однако в морской экологии знания, накопленные в ледоведении, до сих пор не использовались.

На протяжении десятилетий основным объектом криобиологических исследований традиционно оставалась ледовая флора, о которой было известно с середины прошлого века (Ehrenberg, 1841). Изучалась в основном диатомовая флора (Diskie, 1880; Cleve, Grunov, 1880; Cleve, 1883; Gran, 1904; Палибин, 1903—1906; Усачев, 1946 и др.). Из многочисленных определений следовало, что ледовое сообщество составлено в основном из планктонных и бентосных диатомей, среди которых доминируют виды родов *Fragilaria*, *Melosira*, *Navicula*, *Nitzschia*. Во время дрейфа на «Фраме» в 1893—1896 гг. Ф. Нансен многократно наблюдал коричневатокрасные льды, в которых были обнаружены диатомовые водоросли. Интересны были его наблюдения за развитием снежниц на поверхности тающих льдов, на дне которых он

также находил комки диатомовых. Последние протапливали дыры во льду в результате аккумуляции солнечной радиации. Х. Гран (Gran, 1904), обрабатывая коллекцию ледовой флоры, собранную Ф. Нансеном, определил несколько десятков видов диатомей, среди которых были как морские, так и типично пресноводные формы. Он не объяснил, каким образом диатомовые попадают в лед, но предполагал, что это своеобразное сообщество живет во льду, по крайней мере некоторое время. Среди диатомового материала, собранного Ф. Нансеном во время Северной полярной экспедиции в 1906 г., было обнаружено несколько видов *Ciliata* и *Flagellata* (Nansen, 1906). Это было, по существу, первое сообщение о недиадомовых организмах, найденных в толще льда.

П. И. Усачев обработал серию ледовых проб из Карского моря и моря Лаптевых, а также пробы, собранные во время дрейфа станции СП-1 П. П. Ширшовым (1938). Хотя многие диатомовые клетки оказались пустыми, в пробах были обнаружены ауксоспоры, которые, вероятно, могли бы прорасти после таяния льда (Усачев, 1938). В другом обзоре (Усачев, 1949) он приводит список 142 видов диатомовых, среди которых 34 вида относятся к типичным криофилам, поскольку они были обнаружены на нижней поверхности льда как в пробах, так и в пробах, обработанных другими авторами. Последняя работа обобщает, по сути дела, более чем вековой этап наблюдений за ледовой флорой, который можно определить как описательный. С начала 60-х годов начался новый этап в изучении ледовых водорослей — экспериментальный.

Н. Мегуро с сотрудниками (Meguro et al., 1966) исследовали лед у мыса Барроу на Аляске и обнаружили 24 вида диатомовых, растущих в межкристаллических пространствах — ячейках льда. Хлорофилла «а» было в сто раз больше, чем в окружающих лед водах. Авторы предположили, что диатомеи зимуют во льду, образуя цисты.

Р. Хорнер и В. Александр (Hogner, Alexander, 1972) описали сообщество ледовой флоры и высказали предположение о гетеротрофном питании одноклеточных водорослей. Ими было обнаружено 25 видов диатомовых. Найденные во льду динофлагелляты и мелкие флагелляты не имели хлоропластов. Гетеротрофия предполагается авторами как один из возможных способов питания водорослей, живущих долгое время в темноте. Эксперименты Р. Хорнер (Hogner, 1976) и других авторов (Clasby et al., 1972) показали, что некоторые виды диатомовых способны длительное время оставаться живыми в темноте без дополнительного источника углерода. В связи с этим интересны наблюдения Р. Клэсби с сотрудниками (Clasby et al., 1972) за содержанием биогенных элементов в пробах льда: концентрация минерального азота во льду была более чем на порядок выше его концентрации в воде. Авторы предполагают три возможных источника поступления питательных веществ в лед: во-первых, это их включение в лед при ледообразовании; во-вторых, обмен с водой (осмос) и, в-третьих, регенерация питательных веществ *in situ* за счет бактериальной деструкции органических веществ, содержащихся во льду.

Аналогичные исследования в Антарктике (Андряшев, 1967; Буйницкий и др., 1973, Bunt, 1963; Bunt, Wood, 1963; Bunt, Lee, 1972; Burkholder, Mandelli, 1965 и др.) показали, что ледовая флора является существенным фактором первичной продукции. Аккумуляцию ее в толще льда можно рассматривать как создание потенциального запаса органического вещества, который может быть использован организмами после вытаивания.

Описание ледовых водорослей привело исследователей к мысли о существовании животных, трофически с ними связанных. Сначала

в Арктике (Shoemaker, 1955; Mohr, 1959; Mohr, Tibbs, 1963; Barnard, 1959), а затем в Антарктике (Peckham, 1964; Ray, 1966; Грузов и др., 1967) была обнаружена разнообразная фауна, обитающая на нижней поверхности льда и трофически связанная с ледовой флорой. Изучение ледовой фауны имело, несомненно, важное экологическое значение, поскольку оно пролиvalo свет на качественное и количественное разнообразие животных второго трофического уровня экосистемы льда, что послужило толчком к дальнейшим исследованиям в этом направлении.

Различными наблюдениями было установлено, что два вида амфипод — *Gammarus wilkitzkii* и *Apherusa glacialis* — встречаются как в Арктическом бассейне, так и на шельфе арктических морей (Barnard, 1959; George, Allen, 1970; Голиков, Аверинцев, 1977; Павштик, 1980). Кроме этих основных компонентов биоценоза, в центральной части Северного Ледовитого океана встречаются *Pseudalibrotus nanzeni* и *Gammarocanthus loricatus* (Barnard, 1959; George, Allen, 1970), а на шельфе моря Бофорта — *Pseudalibrotus litoralis*, *P. birulai* и *Gammarus setosus* (Mohr, Tibbs, 1963). Последний вид был выделен как руководящая форма в ледовом биоценозе на шельфе моря Лаптевых (Голиков, Аверинцев, 1977). В своих пробах, отобранных также на мелководье (у мыса Барроу на Аляске), Р. Хорнер, кроме амфипод, находила полихет и турбеллярий (Horner, 1976).

Проведенных исследований было явно недостаточно, чтобы судить о составе и структуре ледовых фаунистических сообществ, во-первых, потому что наблюдения охватывали короткий отрезок времени и имели большей частью эпизодический характер, во-вторых, большинство наблюдений было проведено в сублиторали, где на состав ледовой фауны сильное влияние оказывает бентосная фауна (Голиков, Аверинцев, 1977), в-третьих, почти во всех случаях, за исключением сборов фауны во время водолазных погружений (Голиков, Аверинцев, 1977), ледовая фауна собиралась ловушками на приманку. Применение такого орудия сбора не могло не сказаться на качественном составе фауны. 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. Кроме того, такой способ оценки состава сообществ не позволяет учитывать степень влияния планктонной и бентосной фаун на состав ледовой фауны. Например, без учета влияния, оказываемого сезонными вертикальными миграциями отдельных видов планктона, трудно правильно оценить пространственно-временную структуру ледового сообщества. Для восполнения пробелов в такого рода знаниях требовалось провести специальные наблюдения, в которых учитывались бы одновременно как планктонная, так и ледовая фауны.

Появившаяся в последнее время литература по криобиологии (Dunbar, Acreman, 1980; Horner, Schrader, 1982; Subba Rao, Platt, 1984 и др.) как собственно и литература прежних лет, посвящена исследованию биологии сезонных льдов, которые к осени в основном тают, а следовательно, их обитатели вновь возвращаются в воду. Такое население льда С. А. Зернов назвал «пагон» (Зернов, 1949), т. е. сообщество зимующих во льду водных (планктонных и/или бентосных) организмов. Несмотря на существование большого количества литературы по сезонным льдам, вместе с тем в экологии лед как физико-химический субстрат для поселения и развития в нем водорослей и других организмов до сих пор не рассматривался. Не рассматривались пространственное и функциональное единство его биотических и абиотических компонентов, действие лимитирующих факторов, развитие организмов на летней и зимней стадиях сукцессии сообществ

и другие вопросы. В большой мере это замечание касается многолетнего льда — основного компонента постоянно существующего ледового покрова Северного Ледовитого океана. Достаточно отметить, что, кроме двух работ по составу диатомовой флоры (Gran, 1904; Усачев, 1949) и одной — по содержанию хлорофилла «а» (Apollonio, 1961), других данных, характеризующих многолетние льды с позиций биологии, в литературе не имеется. Это и определило цель и задачи данного исследования.

1.2. Материал и методические основы исследования

В последнее десятилетие в гидробиологической практике все шире стал использоваться системный подход к изучению структуры и функционирования населения океана. Собранные в экспедициях материалы охватывают все основные элементы экосистем в различных районах Мирового океана и позволяют перейти к построению их рабочих моделей.

Этот подход был использован в настоящем исследовании (Виноградов, Мельников, 1980). Физико-химические параметры биотопа, а также качественные и количественные характеристики биоценоза изучали в единстве с исследованиями аналогичных параметров водных масс бассейна.

Принимая во внимание пробелы в знаниях по биологии морских льдов и отсутствие опыта в организации и проведении комплексных криобиологических исследований, были разработаны соответствующие методы наблюдений с учетом специфических особенностей климата, динамики ледяного покрова Арктического бассейна и выбраны среди многочисленных анализов, применяемых в морской гидробиологии, такие, которые при известных методических погрешностях и недостатках давали бы достаточно полный объем информации об изучаемой экосистеме.

Этапы полевых и стационарных работ представлены в следующей условной последовательности: 1) сбор материала; 2) методика и организация наблюдений; 3) обработка проб и методы анализов.

Сбор материала. В основу работы положены материалы, полученные в шести экспедициях Института океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР на дрейфующих станциях «Северный Полюс» Арктического и Антарктического научно-исследовательского института — ААНИИ (Мельников, 1976а, б; 1978; 1982; Мельников, Циновский, 1978), и все доступные литературные источники.

Исследования были начаты на СП-22 в мае 1975 г., когда станция дрейфовала у Полюса относительной недоступности (83° с. ш., 177° з. д.; гл. 1460 м), и продолжались до мая 1976 г. (83° с. ш., 140° з. д., гл. 2740 м). Второй цикл исследований был выполнен на СП-23, которая находилась в зоне Трансарктического выноса льда: начало работ в мае 1977 г. (77° с. ш., 165° в. д., гл. 170 м), окончание — в апреле 1978 г. (88° с. ш., 144° в. д., гл. 2550 м). Третий цикл был вновь проведен на СП-22. Станция, завершив Антициклональный круговорот в Амеразийском суббассейне, вышла в воды Восточно-Сибирского моря и попала в зону Трансарктического выноса льда. Работы проводили с декабря 1979 г. (74° с. ш., 173° з. д., гл. 78 м) по май 1980 г. (78° с. ш., 151° в. д., гл. 100 м) и затем были повторены в апреле 1981 г. (84° с. ш., 158° в. д., гл. 2500 м). Параллельно с работами на СП-22 в марте 1980 г. были выполнены кратковременные наблюдения на СП-24 (87° с. ш., 125° в. д., гл. 3800 м), находившейся также, как и СП-22, в зоне выноса льда.

Помимо сборов в пределах дрейфующих станций, во время работ «прыгающих» авиаотрядов ААНИИ, выполнявших наблюдения по программе ПОЛЭКС весной 1976, 1980 и 1981 гг., были собраны материалы из районов, удаленных от дрейфующих станций на десятки и сотни километров. В работе также использованы материалы, собранные факультативно участниками дрейфов на станциях «Северный Полюс» в другие сезоны: на СП-22 в декабре 1978 г.—мае 1979 г. (сборы И. Ф. Афанасьева и Л. И. Москалева, ИОАН СССР); в июле 1980 г. и в марте 1982 г. (сборы В. В. Кисилева и С. С. Чихачева, ААНИИ); на СП-24 в августе 1980 г. (сборы П. И. Криницына, Севморгео). Районы работ показаны на рис. 1.

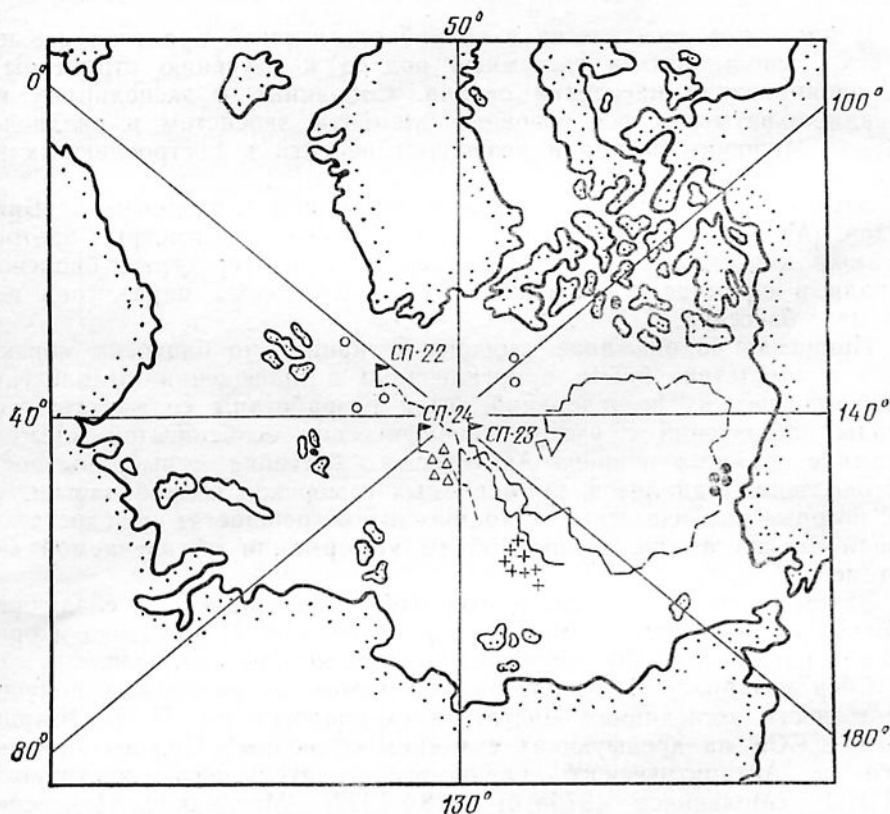


Рис. 1. Карта района работ: сплошная линия — дрейфы станций СП-22, СП-23 и СП-24, на которых проводились исследования; места отбора проб за пределами дрейфа станций: ○ — в 1976, ● — в 1978, × — в 1980 и △ — в 1981 годы

Из анализа собранного материала следует, что он охватывает районы двух генеральных дрейфов льда в Арктическом бассейне: Трансарктический вынос и Антициклональный круговорот, а также шельф — районы формирования сезонных морских льдов. Ввиду того что географические координаты для постоянно движущегося ледового субстрата теряют свое значение, например как фактор зональности в распределении организмов, возрастает роль фактора времени. Собранный материал отражает летнее и зимнее развитие сообществ экосистемы льда в пределах его основных направлений дрейфа в бассейне: летние наблюдения на СП-22 в 1975 г. и на СП-23 в 1977 г. и одно зимнее — на СП-22 в 1980 г. Каждый сезон заключали наблюдениями

весной следующего года на тех же станциях СП, поэтому полученный в целом материал охватывает три годовых цикла: 1975—1976 гг. на СП-22, 1977—1978 гг. — на СП-23 и 1980—1981 гг. — на СП-22.

Методика и организация наблюдений. Основное требование к данному этапу исследований — проведение наблюдений за всеми структурными элементами экосистемы льда на всех стадиях его развития в пределах бассейна. Исходя из этого требования, проведение непрерывных микромасштабных наблюдений позволяло следить за процессами, проходящими на ограниченном участке ледового покрова, а дискретных мезо- и макромасштабных съемок — выявлять неоднородности в распределении различных характеристик льда в пределах бассейна.

Полигоны для микромасштабных наблюдений выбирали с учетом возможности параллельных исследований толщи льда и обеих его поверхностей в течение длительного времени (несколько месяцев). Обычно это были поля молодого, однолетнего или многолетнего льдов размером 100 · 100 м, расположенных в 300—400 м от базового лагеря СП для исключения влияния загрязнений. Так как в условиях динамичного субстрата в первую очередь подвергаются сжатию и торошению более тонкие молодые и однолетние льды, чем мощные многолетние, то при выборе местоположения полигона учитывали морфометрические и динамические особенности ледового покрова в заданном районе. Как показала практика, от удачного выбора полигона во многом зависел успех проводившихся наблюдений.

Мезо- и макромасштабные съемки, представлявшие аналог меридиональных или широтных разрезов гидрофизических полей в океанологической практике, охватывали ледовые поля, разделенные десятками и сотнями километров. Так, весной 1980 г. проводили сбор ледовых проб во время полетов авиаотрядов по «точкам», удаленным на 10, 30, 120, 300 и 1400 км от лагеря дрейфующей станции СП-22.

Для понимания особенностей взаимодействия между экосистемой льда и водными массами бассейна изучали физико-химическую и биологическую структуру его вод, причем особое внимание уделяли наблюдениям за поверхностной водой, непосредственно контактирующей со льдом и определяющей его солевой и биогенный состав. Наблюдения планировали таким образом, чтобы максимально охватить сеть станций районы дрейфа. Исследовали микро- и макроструктуру водных масс. В обоих случаях проводили вертикальные сетные ловы планктона и батометрический отбор проб воды.

Верхняя поверхность льда. Поскольку она воспринимает на себя мощный поток солнечной радиации и атмосферных осадков, было важно оценить ее роль в круговороте вещества в исследуемой экосистеме. Для проведения такой оценки исследовали элементы снежно-ледяной поверхности (снег, талая вода снежниц, обсохший лед и пространства чистой воды среди льдов).

Снег брали как из свежевывавших, так и из старых осадков, накапливающихся и уплотняющихся при наветривании на торосистом льду, у ропаков, заструг и других формах макрорельефа ледовой поверхности. Пробы (масса не менее 3 кг) собирали со всеми мерами предосторожности, исключаящими их загрязнение, в химически чистую стеклянную посуду или емкость из нержавеющей стали. Всего собрано 15 проб: 6 — в мае 1975 г. на СП-22, 7 — в начале июня 1977 г. на СП-23 и по одной — весной 1980 и 1981 гг. на СП-22.

В июне, когда таяние охватывает всю поверхность и на ней становятся заметны контуры будущих снежниц, приступали к исследованию талой воды, образующейся сначала от таяния снега, а затем льда. Полигон для наблюдений выбирали на поверхности многолет-

них льдов. В постоянно выбранном направлении (от центра к периферии снежницы) через каждые 5 м измеряли сначала толщину снежного покрова, а после его стаивания — глубину пресной воды. Все наблюдения за динамикой развития поверхности сопровождали регистрацией метеорологических характеристик (температуры воздуха и воды, падающей и отраженной солнечной радиации). Пробы для анализов отбирали 10-литровой полиэтиленовой канистрой в центре снежницы каждые 4—7 дней в течение лета и заканчивали в начале сентября, когда наступало похолодание и вода в снежнице замерзала. Исследование проводили на СП-22 в июне-сентябре 1975 г. и на СП-23 в июне-августе 1977 г.

Процесс таяния охватывает поверхность в июле. Это время максимального развития снежниц, которые занимают до 40% всей летней площади бассейна (Грищенко, 1980), т. е. более 60% его площади летом приходится на обсохший лед. Отбор проб верхних горизонтов этого льда проводили с момента его появления (первая декада июня) до наступления похолодания (начало сентября). Керн брали кольцевым буром диаметром 180 мм до глубины 30—40 см от поверхности льда.

Летом пространство чистой воды среди льдов (по средним многолетним данным) составляет 4% общей площади бассейна (Захаров, 1981). Для ее исследования выбирали разводье, удаленное от лагеря станции на 3—4 км (для исключения влияния пресных талых вод с территории станции). Пробы отбирали раз в неделю с помощью 10-литровой полиэтиленовой канистры в центре разводья с лодки. Наблюдения выполнены в июне-сентябре 1975 г. на СП-22.

Толща льда. Наблюдения планировали таким образом, чтобы в поле зрения исследователя были представлены все возрастные группы льдов. Основными объектами наблюдений были многолетние, наряду с ними изучали также молодые и однолетние льды.

Пробы отбирали на заранее выбранном полигоне. Для этого в одном месте, но в разное время (1—2 раза в месяц), с помощью кольцевого бура (диаметром 180 мм) в ледовом покрове вырезали керн от верхней до нижней поверхности, который затем делили на несколько кратных частей. Через проделанное отверстие пропускали промаркированный заранее капроновый фал так, чтобы оба его конца имели достаточную длину: 4—5 м в воде и 2—3 м на поверхности. Когда вода в отверстии замерзала, фал крепко фиксировался в толще льда. Зная первоначальную толщину ледового покрова, далее можно было следить за динамикой таяния и нарастания (по изменению свободной части фала снизу и сверху льда) и тем самым можно было «привязывать» горизонты каждого последующего керна к первоначальной (нулевой) поверхности (Мельников, 1979).

Помимо таких сборов, пробы собирали также в зонах торошения. Этот способ сбора материала оправдывал себя тем, что можно было легко (подобно сбору образцов из обнаженных геологических пластов) брать пробы из интересующих горизонтов льда. В большинстве случаев пробы брали из верхних и нижних слоев.

Нижняя поверхность льда. Ее изучали при водолазных погружениях. Учитывая специфические особенности и определенные трудности в организации и проведении такого рода исследований в условиях подвижного субстрата и слабой освещенности подо льдом, водолазные погружения планировали только под теми полигонами, на которых велись ледоисследовательские работы. Для этих целей на периферии полигона строили лунку, которую оформляли необходимыми техническими средствами (Мельников, 1982).

Во время каждого погружения выполняли горизонтальные ловы планктона сачком с входным отверстием 20 · 40 см из капронового сита № 38. Ловы проводили по поверхности льда и на горизонте 5 м от нее; длина каждого горизонтального лова 40—50 м.

Воду из пограничного слоя вода—лед брали 1-литровым пластмассовым шприцем и 10-литровым батометром. Сборы проб воды у поверхности льда дублировали контрольными сборами на горизонте 5 м.

Частота подледных водолазных работ — раз в 7—10 дней. Летом 1977 г. и весной 1978 г. на СП-23 выполнено 22 наблюдения; зимой 1979—1980 гг. и весной 1981 г. на СП-22 — 21 наблюдение; весной 1980 г. на СП-24 — 2.

Летом 1977 г. на СП-23 были проведены гидрооптические исследования по измерению проникающей сквозь ледяной покров фотосинтетически активной радиации (ФАР). Наблюдения выполнялись в фиксированном под многолетним льдом направлении в 10 реперных точках через 5 м с июня по октябрь. Всего сделано 5 серий таких измерений ФАР.

Водные массы. В основу представлений о водных массах в районах исследований положены материалы гидрологических стандартных серий, выполнявшихся в соответствии с программой гидрометеорологических наблюдений на станциях «Северный Полюс». Пробы отбирали 1-литровым батометром Нансена на вертикальном разрезе от поверхности до дна по стандартным горизонтам 1—2 раза в месяц. В работе проанализированы данные 52 станций по маршрутам дрейфа станций СП-22, 23 и 24.

Оценку вертикального распределения растворенного и взвешенного органического вещества проводили по пробам, собранным 10-литровым батометром по стандартным горизонтам от поверхности до дна раз в месяц. Всего выполнено 18 батометрических серий: 9 — на СП-22 в 1975—1976 гг. и 9 — на СП-23 в 1977—1978 гг.

Для оценки сезонных и суточных вертикальных миграций планктона проводили ловы сетью Джели с входным отверстием 37 см и диаметром фильтрующего конуса 50 см из капронового сита № 38. Скорость подъема сети в момент лова 0,9—1,0 м/с. Горизонты облова (в м): 0—25, 25—50, 50—100, 100—200, 200—300, 300—500, 500—1000, 1000—дно. Глубинные серии выполнялись 1 раз в месяц. Суточные вертикальные миграции планктона изучали только на станции СП-22. Были выполнены наблюдения в 0—200-метровом слое с шестичасовым интервалом в условиях полярного дня, смены дня и ночи и полярной ночи (лето 1975 г.). Весной 1976 г. наблюдения были повторены: была сделана одна 2-суточная станция с шестичасовым интервалом в слое 0—500 м.

Обработка проб и методы анализов. Основное требование, предъявляющееся к данному этапу исследований, — единство пробы для всех определяемых в ней компонентов, поэтому объем пробы льда, снега или воды должен был быть достаточен для проведения в них соответствующих измерений. Как показала практика, для выполнения полного комплекса криобиологических исследований было достаточно 3 кг льда или снега, дающих около 3 л талой воды, а для гидробиологических — около 10 л морской воды.

Первичная обработка касалась только проб льда и снега. Сначала измеряли длину керна, затем ножом очищали его поверхность и в зависимости от длины делили на несколько частей по 30—35 см каждая. Такая дробность горизонтов была обусловлена, с одной стороны, необходимостью иметь достаточный объем талой воды для аналитических работ, с другой — возможностью более подробно следить

за процессами в толще льда. Каждую часть дробили на мелкие куски, складывали в 3—4-литровую химически чистую посуду и растапливали при комнатной температуре.

В талой воде из снега и льда, а также воде снежниц и морской воде в полевых условиях проводили определения:

солености по Мору-Кнудсену (Методы ..., 1978);

растворенного кислорода по Винклеру в модификации А. М. Черняковой (1978);

неорганического растворенного фосфора фосфатного по Морфи-Райли (Strickland, Parsons, 1968);

растворенной кремнекислоты по Морфи-Райли в модификации Стрикленда—Парсонса (Strickland, Parsons, 1968);

растворенного и взвешенного органического углерода по методу бихроматного сжигания (Люцарев, 1968);

пигментов (хлорофилла «а» и каротиноидов) и первичной продукции по C^{14} по (SCOR—UNESCO, 1966);

аденозинтрифосфата (АТФ) по (Holm-Hansen, Booth, 1966).

Обработку проб флоры и фауны проводили по стандартной методике, принятой в планктонологии (Киселев, 1969).

1.3. Терминологические замечания и некоторые сокращения

В данном исследовании морские ледовые термины даются в соответствии с «Международной номенклатурой морских льдов», принятой на пятой сессии Комиссии по морской метеорологии, состоявшейся в Кингстоуне 22 августа 1968 г. (Волков, Трешников, 1969).

Границы Северного Ледовитого океана представлены в пределах, принятых в настоящее время (Атлас океанов, 1980). Дается деление океана на мелководные арктические моря и центральную глубоководную котловину — Арктический бассейн. Принято также деление последнего на два суббассейна (по обе стороны от хребта Ломоносова): Евразийский и Амеразийский.

В данном исследовании льды рассматриваются только в пределах границ Арктического бассейна и прилегающих морей: Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского, Чукотского, Бофорта и Линкольна. Вследствие особенностей крупномасштабной циркуляции льдов в Северном Ледовитом океане и географического положения морей Северо-Европейского бассейна (Гренландского, Норвежского, Баренцева и Белого), Северо-Западной Атлантики (Баффина, Лабрадорского и Девисова пролива и Дальневосточного региона (Охотского, Берингова и Татарского пролива), морские льды, формирующиеся на их акватории, не участвуют в поддержании равновесного баланса и общей циркуляции постоянно существующего ледового покрова океана, поэтому в настоящем исследовании они не рассматриваются.

В отечественной литературе по ледоведению (Зубов, 1945; Савельев, 1963; Цуриков, 1976; Доронин, Хейсин, 1975 и др.) при обсуждении вопросов, связанных с жидкой фазой льда, очень часто используется термин «рассол». Он введен в нашу ледоведческую литературу П. Н. Успенским, который использовал этот термин при переводе книги Ф. Мальмгрена «О свойствах морского льда» (Malmgren, 1927) для обозначения жидкой субстанции льда — концентрированного раствора солей. С экологических позиций соответствие понятий «жидкая фаза» и «рассол» — недостаточно корректно, хотя бы потому, что соленость жидкой фазы во льду не всегда и не везде бывает высокой. Как будет показано в работе, например, в верхних слоях льда концентрация солей изменяется от десятых долей промилле ле-

том до сотен промилле зимой, поэтому называть жидкую фазу летних тающих льдов, соленость которой менее 1‰, рассолом — неверно. В данном исследовании оба понятия разделены: под понятием «жидкая фаза» подразумевается жидкая субстанция льда, включающая растворенные и взвешенные органические и минеральные компоненты, микроэлементы, газовые включения, микроорганизмы; термин «рассол» используется в понимании П. Н. Успенского.

В криобиологической литературе для характеристики флоры и фауны, биотопически связанных со льдом или снегом, используются различные термины и понятия. Так, одним из первых Р. Ходат стал называть сообщество микроорганизмов вечных снегов криопланктоном (Chodat, 1917). Для этих же микроорганизмов Е. Науман применил термин «криосестон» (Naumann, 1931). К. М. Стрем называл развитие растительных микроорганизмов на снегу и на льду криовегетацией (Ström, 1926). А. П. Андрияшев использовал термин «криопелагический» для характеристики рыб, биотопически связанных с нижней поверхностью антарктического льда (Андрияшев, 1967). Этот же термин А. Н. Голиков и О. А. Скарлато (1973) использовали для описания ледовых биоценозов Восточно-Сибирского моря. Встречаются названия «эпонтический» (Bunt, 1963; Bradstreet, Cross, 1982), «подледная фауна» (Gulliksen, 1984), «анакатобентос» (Mohr, 1959), «криофлора и криофауна» (Gran, 1904; Усачев, 1946; Kol, 1968 и др.).

Поскольку морская криобиология является составной частью гидробиологии, то во избежание существующей терминологической путаницы, вероятно, имеет смысл четко разработанные и применяемые в гидробиологической литературе термины и понятия (Зернов, 1949) использовать и для характеристики флоры и фауны морского арктического льда с учетом их биотопической принадлежности, т. е. обитания в толще льда и на границах раздела вода—лед и лед—атмосфера.

Прежде всего необходимо отметить, что в понятие «ледовая флора и фауна» входят все водоросли и животные, связанные со льдом независимо от их биотопической принадлежности, т. е. это понятие объединяет весь флоро-фаунистический комплекс морского льда.

В зависимости от биотопической принадлежности организмов в данном исследовании всю ледовую флору и фауну можно разделить на три основные экологические группы: 1) население нижней (морской) поверхности льда; 2) население толщи льда; 3) население верхней (воздушной) поверхности льда.

Флора и фауна, населяющие биотоп нижней поверхности льда, объединяются термином «криопелагический» (pelagos — греч., население океана), введенным в криобиологическую литературу А. П. Андрияшевым (1967) и экологически точно отражающим биотопическую связь между организмами и ледовым субстратом на границе раздела вода—лед.

Для характеристики флоры и фауны, обитающих в толще льда, используется термин «криоинтерстициальный» (intersitio — лат., промежуток, расстояние) по аналогии с интерстициальной фауной бентоса (Зернов, 1949).

Термин «криоэпонтический» (epi иontos — греч., существующие на ...) объединяет организмы, обитающие на верхней поверхности льда. Такое разделение на группы оправдано как из-за различий в строении биотопов и действующих в них абиотических факторов, так и вследствие различий видового состава населяющих лед сообществ.

В работе приняты следующие географические сокращения: СЛО — Северный Ледовитый океан; АБ — Арктический бассейн; АМ — арктические моря; СП — Северный полюс.

Глава 2. ПРОШЛОЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ АРКТИЧЕСКОГО МОРСКОГО ЛЕДОВОГО ПОКРОВА

Поскольку морской лед можно представить как своеобразную прослойку между воздухом атмосферы и водой океана, взаимодействие которых определяет его физико-химическую структуру, то представляется важным рассмотреть здесь (хотя бы кратко) климатические особенности акватории, занятой ледовым покровом, пространственно-временные характеристики морского арктического льда, а также гидрологические и гидрохимические характеристики контактирующих с ним вод.

2.1. Геологический возраст

Проблема геологического возраста морского арктического ледового покрова имеет для настоящего исследования особую важность, так как нам необходимо представление о времени эволюции изучаемой экосистемы. В литературе на этот счет имеются самые противоречивые данные.

Высказана гипотеза о существовании Панарктического ледникового щита, покрывавшего в плейстоцене мощным слоем льда (до 1000 м) всю площадь современного СЛО и выходящего на территории примыкающих к нему районов Арктики (Томирдиаро, 1976; Гросвальд, 1980; Возовик, 1981 и др.). Этой гипотезе противопоставлено мнение К. Н. Несиса (1983), который высказал предположение, что в эпохи оледенений СЛО был покрыт многолетним паковым льдом, но его толщина не превышала 3—4 м, т. е. соответствовала толщине современного морского арктического льда. Имеются предположения о существовании океана, покрытого и непокрытого льдами (Herman, Hopkins, 1980; Worsley, Herman, 1980).

Диатомовый анализ ископаемых форм из более чем 500 кернов, собранных во время 11-летнего дрейфа станции Т-3 в 1963—1974 гг. в АБ (Kitchel, 1980), показал, что все керны, за исключением двух, датируются плиоценом или плейстоценом и, что характерно, не содержат диатомовых створок. Только два керна, поднятых из поднятия Альфа (Канадская котловина), содержали диатомей, но они были найдены в слоях, датируемых мелом или ранним палеоценом. Интересно отметить, что несколько видов диатомовых, найденных в этих грунтах, обнаружены А. Груновым (Grunov, 1884) в современном фитопланктоне Баренцева моря. Из работы Д. Китчел (Kitchel, 1980) можно сделать важный вывод: поскольку диатомовые водоросли — фотосинтетики и для их жизнедеятельности необходим свет, то их отсутствие в донных осадках заставляет предполагать существование мощного экрана, поглощавшего солнечную радиацию. Им мог быть ледовый покров, более мощный, чем современный. Его возраст оценивается серединой плиоцена, т. е. около 4 млн. лет.

Из фораминиферового анализа более чем 100 кернов из АБ также следует, что этот океан был постоянно покрыт мощными льдами с середины плиоцена (Clark, 1971). Д. Кларк и другие авторы (Herman, Hopkins, 1980; Worsley, Herman, 1980) обратили внимание на чередование слоев, содержащих и не содержащих раковинки кокколитин. Нахождение редких кокколитин в осадках позднего плиоцена и раннего плейстоцена и их отсутствие в более ранних отложениях дали основание предположить смену благоприятных и неблагоприятных для развития фораминифер условий климата в те эпохи. С их точки зрения, основная причина состоит в чередовании фаз открытого океа-

на и занятого мощным льдом, поглощающим свет. Последняя фаза открытого океана наблюдалась 0,7 млн. лет назад, т. е., по их данным,— это возраст современного ледового покрова.

Вывод И. Херман и Д. Хопкинса (Herman, Hopkins, 1980) о чередовании фаз открытого и покрытого льдом океана, основанный на данных фораминиферового анализа, представляется неубедительным. Дело в том, что фораминиферы — гетеротрофные организмы, они — консументы, но не продуценты органического вещества, поэтому рассматривать свет как фактор, регулирующий их количество в толще вод, а затем на дне, неверно. Подтверждением этого аргумента является хотя бы тот факт, что под современным 400-метровым шельфовым ледником моря Росса в планктоне и в бентосе были обнаружены многочисленные и разнообразные фораминиферы (Lipps et al., 1979), существующие за счет аллохтонного органического вещества, вносимого под шельфовый ледник течениями из продуктивной зоны антарктической конвергенции. Тренд распределения кокколитин в кернах АБ скорее отражает изменение гидрологических или гидрохимических условий, например изменение состояния карбонатной системы, ведающей растворением или сохранением известковых раковин фораминифер, что позволяет судить о проникновении света, который, как следует из биологии этих организмов, им не нужен. Кроме того, если бы имели место такие чередования фаз открытого и закрытого океана, то проникновение света в первую очередь отразилось бы на содержании таких фотосинтетиков, как диатомовые водоросли. Так как диатомовые в кернах отсутствуют (Kitchel, 1980), следовательно, и нет смен слоев максимального и минимального содержания диатомей в течение этих эпох.

К аналогичному выводу пришли А. С. Монин и Ю. А. Шишков (1979) на основании анализа данных Д. Кларка (Clark, 1971). С их точки зрения, ледовый покров АБ сформировался, по крайней мере, с середины плиоцена и с тех пор его состояние было относительно устойчивым. Морские льды покрывали его акваторию все время и были лишь небольшие колебания толщины. Они отрицают также проникновение теплых вод в АБ, которое могло способствовать растворению известковых раковин фораминифер, так как в этом случае их проникновение отразилось бы одновременно на распределении эрратических частиц, чего, на самом деле, не наблюдается. Выводам А. С. Монина и Ю. А. Шишкова сильно противоречит мнение М. Юинга и В. Донна (Ewing, Donn, 1956), которые, как позже И. Херман и Д. Хопкинс (Herman, Hopkins, 1980), предполагали резкую смену теплых и холодных периодов, соответствовавших свободному и занятому льдом АБ. С их точки зрения, в плейстоцене между 0,7 и 0,1 млн. лет наблюдались заметные флуктуации климата, имевшие периодичность примерно в 100 000 лет, когда морской ледовый покров на акватории бассейна неоднократно исчезал и вновь появлялся. Если следовать логике М. Юинга и В. Донна (Ewing, Donn, 1956), то возраст современного ледового покрова оценивается в 0,1 млн. лет.

Как видно из вышесказанного, единства мнений о возрасте арктического морского ледового покрова нет. Все еще не создана теория, которая могла бы, хоть в первом приближении, связать в единое логическое целое все многообразие событий эпох плиоцена и плейстоцена, поэтому вопрос о возрасте льда все еще остается открытым. Точка зрения автора по данному вопросу следующая.

Морской ледовый покров сформировался в середине плиоцена (Clark, 1971; Монин, Шишков, 1979; Herman, Hopkins, 1980; Worsley, Herman, 1980) и по отсутствию диатомовых в кернах, датированных с этого времени (Kitchel, 1980), можно судить, что его мощность пре-

пятствовала проникновению света под лед. Все сообщества, обитавшие в те времена в этом бассейне, функционировали за счет аллохтонной органики, вносимой извне, подобно функционированию современных сообществ под шельфовым ледником Росса в Антарктике. Наблюдавшиеся климатические изменения в Северном полушарии в это время отражались как на наступлении ледников на континенты, так и на уменьшении или увеличении толщины ледового покрова АБ (Монин, Шишков, 1979), поэтому изменения климата не приводили к полному исчезновению последнего и образованию открытого ото льда океана, ибо в противном случае в осадки АБ поступали бы створки диатомовых водорослей и появлялись экстремумы в их распределении в толще, чего в действительности не наблюдается (Kitchel, 1980). Появление диатомового слоя в осадках в позднечетвертичное время, около 0,1 млн. лет назад (Белов, Лапина, 1961), говорит о том, что в это время началось потепление и, соответственно, уменьшение толщины ледового покрова. В свою очередь, оно способствовало увеличению проникновения солнечной радиации под лед, а с ней — активации фотосинтеза диатомовых водорослей, что мгновенно отразилось на их появлении в осадках. Если следовать такой логике рассуждений, то можно заключить, что ледовый покров АБ существует около 4 млн. лет, но свои характерные экологические черты, присущие современному морскому льду, он приобрел с конца плейстоцена, т. е. около 100 тыс. лет назад. Поэтому в эволюционном плане — экосистема морского арктического льда — сравнительно молодое образование.

Следует отметить, что современный морской арктический ледовый покров — устойчивое природное образование. Вопрос о его устойчивости на современном климатическом и гидрологическом уровне подробно рассмотрен В. Ф. Захаровым (1981), который показал, что основной причиной сохранения арктических морских льдов является наличие тонкого и устойчиво стратифицированного поверхностного слоя, отделенного от нижележащих теплых атлантических вод галокклином. Именно наличие такого слоя препятствует проникновению тепла атлантических вод ко льду и сохраняет его от таяния снизу.

2.2. Климатические особенности акваторий, занятых морскими льдами

Как известно, характерной особенностью высоких широт является наличие полярного дня и полярной ночи, продолжительность которых возрастает по мере приближения к географическому полюсу. Поскольку СЛО расположен по отношению к полюсу асимметрично, то в центральных районах и по периферии океана солнечная радиация (а с ней и тепло) поступает на подстилающую поверхность неодинаково.

Важными особенностями годового хода средней температуры воздуха в СЛО являются незначительные ее изменения в период с декабря по март и отсутствие ярко выраженного годового минимума. Зимой среднемесячная температура воздуха на акватории СЛО меняется в широком диапазоне. Максимальные температурные контрасты проявляются в южных районах бассейна. Так, по 70° с.ш. температура меняется от плюс 2°C в Норвежском море до минус 35°C в районе о-вов Канадского Арктического архипелага (Северный Ледовитый океан, 1985). Наиболее устойчивые температурные условия в АБ, а также в Чукотском, Восточно-Сибирском морях и море Лаптевых (от минус 28°C до минус 32°C). Летом происходит перестройка поля температуры. В июле область отрицательной температуры сохраняется только в АБ, а в АМ воздух прогревается до плюс 4—6°C, а иногда до 10—12°C, что отра-

жается на активном таянии ледового покрова на их акватории. На большей части АБ период с устойчивой положительной средней суточной температурой отсутствует. Однако вследствие наличия суточного хода суммарная продолжительность периода с положительными температурами здесь достаточна, чтобы происходило ежегодное стаяние снежного и частично ледяного покрова.

Осадки в СЛО выпадают, как правило, в виде снега, формируя на ледяной поверхности устойчивый снежный покров. Продолжительность его существования в АБ составляет около 320 сут, а в АМ — 260—270 сут. Средняя максимальная толщина снежного покрова на многолетних льдах СЛО составляет 30—40 см (Лощилов, 1964). Снежный покров неравномерно залегает на ледовой поверхности вследствие неравномерности ее строения, зависящего от особенностей и интенсивности таяния прошлым летом, торосистости, количества выпадающих осадков и других факторов. Хотя накопление снега в СЛО составляет несколько процентов от объема льда (Зубов, 1945), вместе с тем, как будет показано ниже, его роль в экосистеме льда как фактора, регулирующего проникновение солнечной радиации, необходимой для фотосинтеза ледовой и планктонной флоры, довольно велика.

2.3. Пространственно-временные характеристики современного арктического морского покрова

Современный морской арктический ледовый покров—сложный природный комплекс, составленный из льдов, различающихся по подвижности, происхождению, возрасту, толщине, сплоченности, торосистости и другим признакам. Для понимания и решения поставленных в данной работе задач необходимо проанализировать имеющиеся в литературе сведения об элементах ледового баланса, среднеравновесной толщине, возрастном составе, распределении и циркуляции льдов в бассейне.

Площадь, распространение. Характерной особенностью ледового покрова СЛО является наличие в его составе постоянно существующих льдов, остающихся после летнего ледотаяния, и сезонных льдов, образующихся на акватории АМ главным образом зимой. Их распространение можно видеть на рис. 2. Граница льдов показана для двух месяцев — марта и сентября, соответствующих максимальному и минимальному развитию ледового покрова в течение года (Захаров, 1981), и она хорошо совпадает с положением границы льда на карте В. Витмана и Д. Шуле (Wittman, Schule, 1967).

Площадь ледового покрова в момент его максимального развития складывается из площадей Арктического бассейна (4,47 млн. км²) и морей Линкольна, Бофорта, Чукотского, Восточно-Сибирского, Лаптевых и Карского (3,96 млн. км²), что составляет в сумме 8,43 млн. км² (Атлас, 1980). Приведенные величины характеризуют не количество самих льдов, а размеры той области, на которой они распределены. В связи с тем, что в любое время года среди льдов встречаются пространства открытой воды (трещины, полыньи, разводья), занимающие в зависимости от места и времени от 0,2 до 15—20% площади (Захаров, 1981; Фовинкель, Орвиг, 1973; Dunbar, Wittman, 1963; Koerner, 1973; Wittman, Schule, 1967; Untersteiner, 1964), то при определении истинной площади льдов необходимо учитывать степень сплоченности ледового покрова. При сплоченности, составляющей в АБ на момент максимального (март) и минимального (сентябрь) развития ледового покрова 9,9 и 9,6 баллов (Захаров, 1981), истинная площадь льдов составит 4,42 и 4,29 млн. км², а на акватории АМ при сплоченности

9,7 и 6,6 — 3,84 и 2,61 млн. км² соответственно. Отсюда следует, что площадь льдов в момент максимального развития составляет 8,26 млн. км², а при минимальном — 6,90 млн. км², т. е. за зиму вновь образуется 1,36 млн. км².

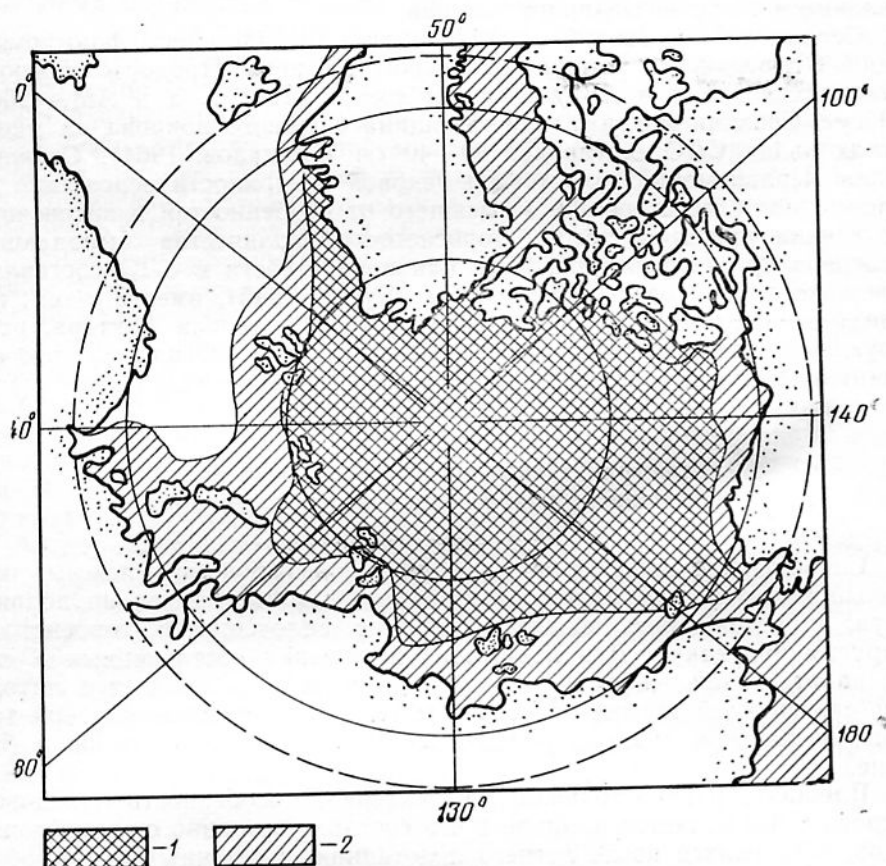


Рис. 2. Район распространения морских льдов в Северном Ледовитом океане: 1 — летом; 2 — зимой (Атлас океанов, 1980).

Циркуляция. Современные представления о циркуляции льдов в СЛО достаточно разработаны. П. А. Гордиенко (1958) на основании материалов о дрейфе различных платформ, начиная с дрейфа останков «Жанетты» экспедиции Де Лонга в 1879—1881 гг., построил карту крупномасштабной циркуляции льдов, которая в настоящее время считается общепризнанной (рис. 3). Толщина стрелок отражает относительный масштаб дрейфующих льдов в каждом районе.

Выделяются два генеральных направления: Трансарктический дрейфовый вынос льда и Антициклональный круговорот. Первый представляет широкий район движущегося льда различного возраста, толщины, размера ледовых полей, восторженности и др. Его направление — от шельфа Чукотского, Восточно-Сибирского морей и моря Лаптевых через географический Северный полюс в пролив Фрама вниз к восточному побережью Гренландии. На сибирской стороне Трансарктического дрейфа отмечена целая серия мелких циклонических циркуляций. Мелководные сибирские моря являются основным источником формирования сезонных льдов, «питающих» Трансарктический дрейф.

Главной особенностью второго дрейфа является его антициклональная направленность. Круговорот захватывает центральную часть АБ, моря Линкольна и Бофорта и часть Чукотского моря. Центр круговорота расположен примерно на 77° с.ш., 150° з.д. (Трешников, Баранов, 1972).

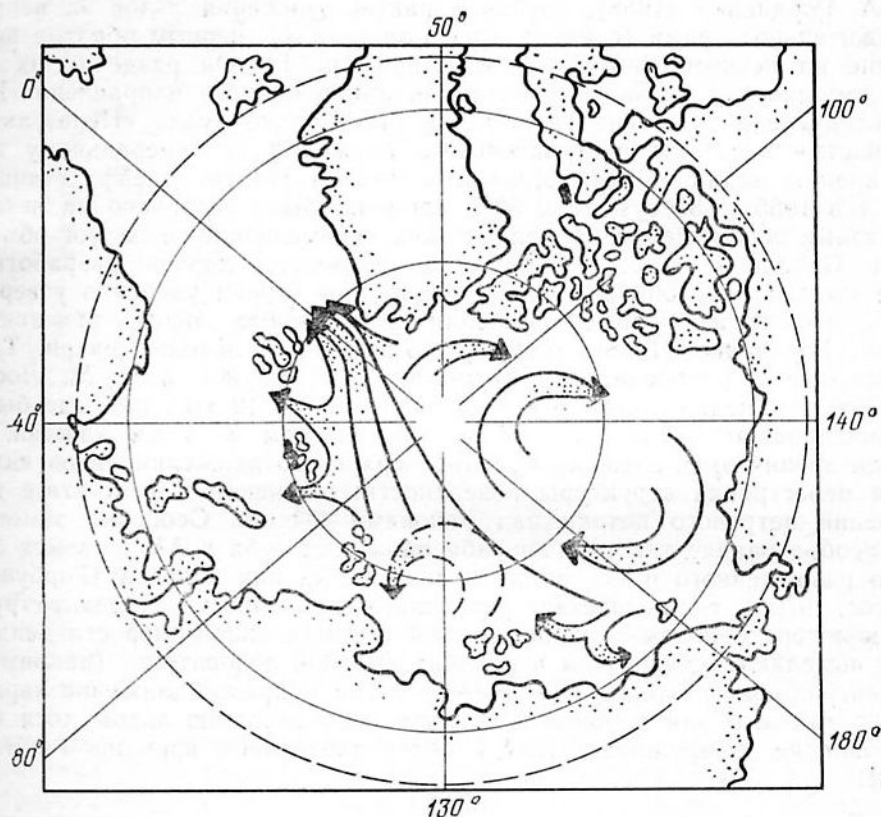


Рис. 3. Крупномасштабная схема циркуляции льда в Северном Ледовитом океане (Волков, Гудкович, 1967).

Граница между этими двумя системами четко не определена, поэтому льды, дрейфующие по периферии круговорота, могут быть захвачены в Трансарктический дрейф и затем вынесены из АБ или дрейфовать в районы очень слабых течений, к северу от Земли Элсмира и Гренландии. Отсюда возможен возврат льдов с антициклональным течением в море Бофорта или вынос из бассейна через проливы между островами Канадского Арктического архипелага.

Время пребывания в Трансарктической зоне и Антициклональном круговороте различается. Так, льды, попадающие в зону выноса, проходят путь от о. Врангеля до пролива Фрама за 2,5—3 года (среднее время жизни многочисленных дрейфующих станций СП), а льды, вовлеченные в круговорот, в течение многих лет могут не выноситься из АБ. Например, ледовый массив, на котором располагалась станция СП-22, совершил полный оборот в Американо-Атлантическом суббассейне за 9 лет и затем был вынесен в Северную Атлантику, а ледовый массив с американской станцией Т-3 держался в пределах этого круговорота более 30 лет. Интересно отметить, что в виду большего времени пребывания льдов в Антициклональном круговороте, они оказываются мощнее льдов, находящихся на его периферии или в зоне Трансарктического выноса (Захаров, 1981).

Общая схема циркуляции — Антициклональный круговорот и Трансарктический вынос — обнаруживается только как результат осреднения данных за продолжительное время (например, за сезон, год и более). При переходе от крупномасштабного к мелкомасштабному осреднению структура поля дрейфа оказывается значительно сложнее. П. А. Гордиенко (1958), изучая характер движения льдов за непродолжительное время (средний дрейф за декаду), первым обратил внимание на петлеобразные эволюции при дрейфе. Он разделил их на два типа: петли антициклонального и циклонального направления. Результирующее движение льда в них было равно нулю. «Нерезультативность» в смысле поступательного движения по генеральному направлению видна, например, из того, что из 174 сут дрейфа станции СП-4 в 1955 г. 87 сут, т. е. 50% времени, было затрачено на петлеобразные перемещения. Причину таких перемещений он не мог объяснить. Однако в настоящее время, когда имеются хорошо разработанные модели вихреобразования в океане, мы можем уверенно утверждать, что петлеобразные эволюции при дрейфе льдов, описанные П. А. Гордиенко (1958), есть не что иное, как ледовые вихри. Так, в локальном распределении льдов Ю. А. Горбунов и С. М. Лосев (1979а) наблюдали вихревые зоны на площади 12 тыс. км², где было зафиксировано 54 ледовых спирали диаметром 3—5 км каждая. С точки зрения этих авторов, причиной вихревого движения льдов является перестройка структуры поверхностных течений в результате изменений ветрового потока над районами съемки. Особенно заметно вихреобразование такого масштаба проявляется в АМ: в зонах битого разреженного и на границах сплоченных видов льдов (Горбунов, Лосев, 1979б), где вследствие различий в сплоченности вихревые структуры с чередованием зон повышенной и замедленной скорости движения выделяются чаще, чем в районах высокой ледовитости (например, в центральных районах АБ). Вместе с тем вихревое движение характерно также и для районов с высокой сплоченностью льдов, хотя его проявление обнаруживает себя в более длительном временном интервале.

Таким образом, вихревое поступательное движение, вероятно, можно рассматривать как универсальный феномен в циркуляции льдов в СЛО, что соответствует аналогичному движению вихревых структур поверхностной водной массы (Трешников, Баранов, 1972).

Возраст и толщина. Хорошо известно: чем старше льды, тем они мощнее, и наоборот. Зависимость между ними можно выразить в виде кривой, показанной на рис. 4. Для ее построения мы воспользовались данными о толщине льдов соответствующих возрастных групп, приведенными в «Номенклатуре» (Волков, Трешников, 1969). На кривой можно выделить четыре фазы, сменяющие друг друга в определенной последовательности: экспоненциальную, переходную, стационарную и деструкции. Первые три соответствуют времени образования и развития льда в бассейне, т. е. это время жизни биотопа, а последняя — разрушения биотопа (после выноса льдов в районы Северной Атлантики).

Особый интерес представляет стационарная фаза, поскольку именно в этот промежуток времени происходит формирование равновесной толщины многолетнего льда. Основные представления теории среднеравновесной толщины морского арктического ледового покрова развил Н. Н. Зубов (1945). Лед можно представить как своеобразную прослойку, изолирующую друг от друга две различные по теплоемкости среды: атмосферу и океан. Верхняя ледовая поверхность контактирует с воздушными массами, температура которых изменяется за год в ши-

роком диапазоне значений: приблизительно от 0 до минус 40°C, а нижняя — с водой, температура которой изменяется в пределах 0,2—0,4°C. Находясь в условиях высокого температурного градиента между верхней и нижней поверхностями, лед непрерывно изменяет свою толщину

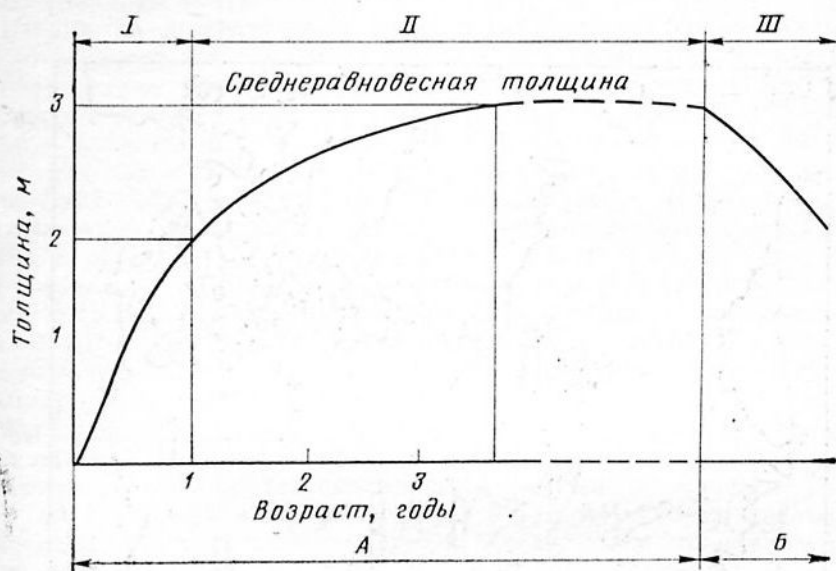


Рис. 4. Пространственно-временные характеристики арктического морского льда: I — экспоненциальная фаза роста льда; II — стационарная; III — фаза разрушения льда; A — время пребывания льда в СЛО, B — в зоне выноса.

вследствие летнего стаивания сверху и зимнего компенсационного нарастания снизу. Ее предельное значение (H) определяется количеством градусо-дней мороза (R), т. е. суммой отрицательных температур воздуха за все время нарастания льда в заданном районе. Зависимость между ними выражается формулой $H = 2,7 \sqrt{R}$ (Зубов, 1945). Это выражение включает условие о стационарности льда, а следовательно, и стабильности климата в заданном районе. Однако в СЛО число градусо-дней мороза колеблется от 5000 на шельфе до 8000 — в центральных районах СЛО. Кроме того, в реальной обстановке лед движется, поэтому, попадая в районы с различными климатическими условиями, он будет либо увеличивать, либо уменьшать свою толщину относительно равновесного значения. В каждом географическом районе будет формироваться своя определенная толщина, а колебания относительно ее средней величины, в свою очередь, будут служить мерой климатических изменений, обуславливающих дисбаланс равновесной толщины.

Это свойство, которое можно определить как гомеостаз ледового покрова — способность сохранять свою среднеравновесную толщину, имеет важное экологическое значение.

Если толщина рассматриваемого нами льда составляет, например, 3 м и ежегодное стаивание сверху и компенсационное нарастание снизу равны соответственно по 1 м, то за три года толщина не изменится вследствие исчезновения старых и появления новых слоев. Так, в пределах Трансарктического дрейфа, где от шельфа Восточно-Сибирского моря до пролива Фрама льды выносятся в среднем за три года, условный нижний слой будет постепенно подниматься вверх и к концу третьего года он окажется на поверхности (рис. 5). В Антициклональ-

ном круговороте теоретически дрейф льдов бесконечен; на практике самый продолжительный дрейф, зарегистрированный в Амеразийском суббассейне, — дрейф станции Т-3 (около 30 лет). Другой продолжительный дрейф в зоне круговорота проделала СП-22 (9 лет). Следовательно, в окрестностях этих двух станций 3-метровые льды трижды

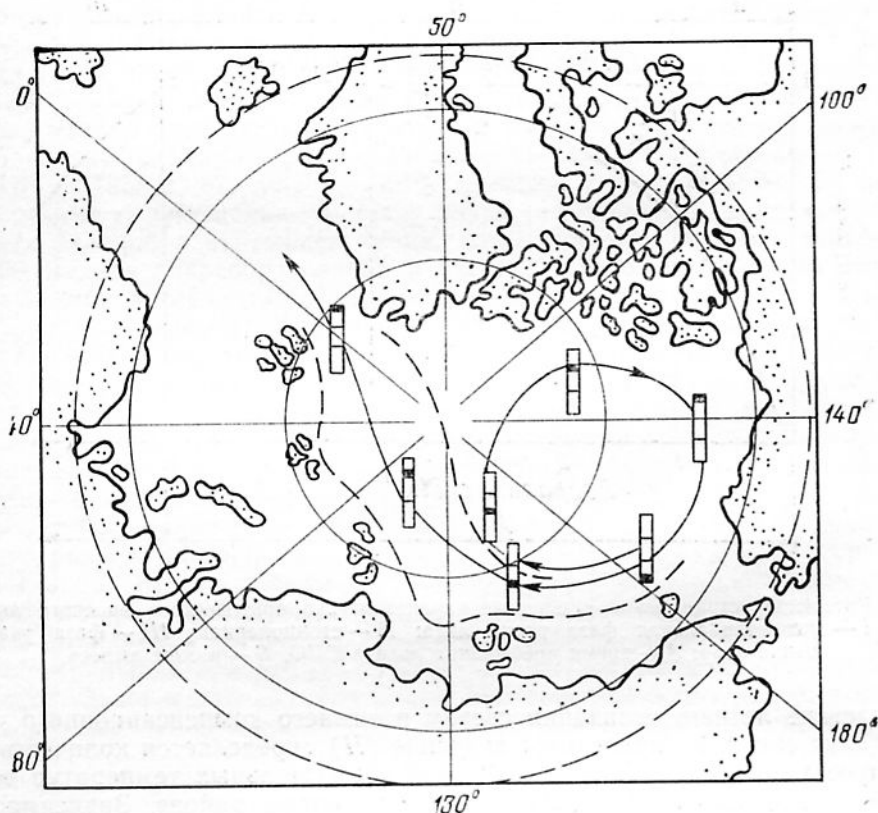


Рис. 5. Динамика вертикальной структуры льда в пределах Антициклонального круговорота и Трансарктического дрейфа. Пунктирной линией обозначена транзитная зона выноса льда, жирной линией — движение слоя снизу вверх за год в результате последовательно сменяющихся процессов ледотаяния и ледообразования.

на СП-22 и около 10 раз на Т-3 обновляли свою структуру. Как будет показано ниже, в таком постоянно обновляющемся субстрате сохраняется неизменным состав населяющих его флоры и фауны.

Наиболее устойчивой частью ледового покрова являются многолетние льды, которые концентрируются главным образом в АБ, составляя 70—80% его площади (Захаров, 1981; Wittmann, Schule, 1967; Коегнер, 1973 и др.). Именно эта возрастная группа является основой постоянно сохраняющихся льдов в СЛО. Высокая плотность наблюдается почти в течение всего года, за исключением короткого лета, когда в обоих суббассейнах их площадь уменьшается на 14—23%, против соответствующих значений в другое время. Наблюдаемое уменьшение вызвано, вероятно, не таянием, а усилением летнего выноса через пролив Фрама и проливы между островами сибирского и канадского шельфов (Антонов, 1968). Межгодовая изменчивость площади, по данным многолетних спутниковых наблюдений, не превышает 2% (Carsey, 1982), что говорит о стабильности их распределения в бассейне. Площадь многолетних льдов 6,57 млн. км² (Захаров, 1981) перекрывает

всю площадь АБ, составляющую 4,47 млн. км² (Атлас океанов, 1980). Учитывая, что их часть рассредоточена по окраинным морям (главным образом в морях Канадской Арктики — 40—86%, и меньше в Чукотском и Восточно-Сибирском морях — 26—67%), это расхождение не противоречит существующим представлениям о распространении льдов в СЛО (Захаров, 1981).

Вторая по встречаемости возрастная группа — однолетние льды. Они доминируют в основном на площади АМ (Wittmann, Schule, 1967). Их образование начинается осенью на открытой воде среди льдов, остающихся после летнего ледотаяния (главным образом многолетних, площадь которых даже в летнее время достигает 36—64%). Площадь однолетних льдов составляет 24—50% на акватории Чукотского и Восточно-Сибирского морей, которые П. А. Гордиенко (1958) справедливо называет морями-производителями однолетних льдов, поскольку на акватории именно этих морей происходит основное образование льдов этой возрастной группы, часть из которых попадает затем в Трансарктическую транзитную зону, и от 9 до 47% — в морях Канадской Арктики. В АБ большую часть года (с января по октябрь) однолетние льды занимают площадь от 6 до 17% и лишь в ноябре-декабре 1—4% (Wittmann, Schule, 1967).

Молодые льды — самая маловстречаемая группа среди возрастных групп льдов, причем их меньше как в АБ, так и в АМ. Общей закономерностью в их распределении является уменьшение площади от 12% летом до 1% зимой в АБ и от 26 до 5% в АМ соответственно. Это уменьшение площади компенсируется увеличением площади других льдов: однолетних от 26 до 32% в АМ и многолетних от 73 до 91% в АБ (Wittmann, Schule, 1967). Оценки площади молодых льдов в АБ, даваемые другими авторами, близки к приведенным: 3—5% (Sater et al., 1971) и около 7% (Wadhams, 1978).

Таким образом, генеральной чертой географического распространения возрастных групп льдов в СЛО является «омоложение» ледового покрова при переходе от его центра к периферии: многолетние льды концентрируются в АБ, а однолетние и молодые главным образом в окраинных морях. В связи с тем, что многолетние льды мощнее однолетних и тем более молодых, то весь ледовый покров, по замечанию В. Ф. Захарова (1981), можно представить как двояковыпуклую линзу с осью, расположенной в центре АБ.

О реальной толщине многолетних и однолетних льдов можно судить по результатам наблюдений А. Я. Бузуева (1966, 1968). Толщина молодых льдов здесь не обсуждается, так как ее значения не имеют принципиальной важности в оценке мощности ледового покрова СЛО в целом.

Наблюдения за толщиной однолетнего льда проведены на шельфе Восточно-Сибирского моря (Бузуев, 1966). Измерения выполнены на пяти профилях протяженностью по 1000 м каждый. На трех участках ровного льда средняя толщина составляла $1,9 \text{ м} \pm 0,2$ ($n=69$), $1,9 \text{ м} \pm 0,3$ ($n=101$) и $1,6 \text{ м} \pm 0,4$ ($n=101$), а на участке с небольшими признаками торошения — $1,7 \text{ м} \pm 0,2$ ($n=121$) и $2,1 \text{ м} \pm 0,3$ ($n=121$). Во всех случаях средние значения для достаточно большого числа наблюдений (около 500 измерений) отличаются незначительно, что говорит об однородности толщины однолетнего льда.

Измерения толщины многолетнего льда выполнены в АБ на двух профилях длиной по 1000 м на участках ровного недеформированного и торосистого льда (Бузуев, 1968). На первом участке средняя толщина составляла 3,34 м ($n=230$), а на втором — 5,93 м ($n=201$). Если учесть, что площадь ровного недеформированного льда в АБ составляет 73—81%, а торосистого 9—10% (Koenig, 1973), то толщина

3,34 м будет встречаться на площади первого, а 5,93 м — второго типа многолетнего льда. По оценкам других авторов, средняя толщина ровного недеформированного льда в Амеразийском суббассейне составляет 4,3 м, в Евразийском — 3,7 м (Koenig, 1973), а среднее значение толщин многолетних льдов в целом для СЛО 3,9—5,1 м (Wadhams, 1981).

Здесь не приводится одна конкретная величина, характеризующая толщину многолетнего льда, а дается спектр значений, так как из-за сложности строения, подвижности и изменчивости, из-за различий во времени пребывания в бассейне и др. одна величина будет неверно отражать все многообразие этого признака. Для теоретических построений структуры и функционирования биотопы автор принимает толщину многолетнего льда в 3 м, что близко к среднему значению 3,34 м, которое получил А. Я. Бузуев (1968) для ровного недеформированного многолетнего льда — самой характерной возрастной группы ледового покрова СЛО (Захаров, 1981).

Элементы ледового баланса. Из общей схемы циркуляции (см. рис. 3) следует, что существует постоянный вынос многолетних льдов из АБ в районы Северной Атлантики, т. е. существует постоянная потеря части ледового покрова, поэтому для понимания его экономики необходимо хотя бы кратко рассмотреть элементы ледового баланса.

Ледовый баланс бассейна определяется соответствием между количеством образующегося и теряемого льда на всей площади в заданную единицу времени и складывается из статей прихода (P) и расхода (R). Исходя из представлений об устойчивом равновесии современного арктического морского ледового покрова (Захаров, 1981), можно считать, что статьи прихода и расхода в экономике льда в целом сбалансированы, т. е. $P=R$.

Статья прихода включает: морские льды, образующиеся из воды на акватории самого бассейна (A); атмосферные льды, выпадающие в виде осадков, главным образом снега на поверхность морских льдов (B); речные льды, вносимые в бассейн при весеннем паводке с территорий Сибири и Канадской Арктики (C); морские льды, поступающие в бассейн через Берингов пролив и проливы между о-вами Канадского Арктического архипелага (D); материковые льды, поступающие в океан в основном из Канадского Арктического архипелага и Гренландии (E), т. е. $P=A+B+C+D+E$. В связи с тем, что $A \gg B+C+D+E$ (Антонов, 1964; 1965; Захаров, 1981; Зубов, 1945; Лебедев, 1933; Шведе, 1966; Шнайхер, 1973; Dunbar, Wittmann, 1963; Ito, Muller, 1982; Mosby, 1963; Untersteiner, 1963 и др.), суммой последних можно пренебречь, и тогда $P=A$.

Статья расхода включает: льды, теряемые при абляции во время летнего таяния (F) и льды, выносимые из бассейна через проливы (G), т. е. $R=F+G$. Тогда ледовый баланс бассейна будет определяться равенством $A=F+G$. Так как морские льды, образующиеся на акватории бассейна A , складываются из льдов, формирующихся на открытой воде (A_1), т. е. сезонных льдов, и нарастающих снизу на постоянно существующие (A_2), то балансовое равенство будет иметь вид: $A_1+A_2=F+G$. В этом равенстве пара A_2 и F связана с термодинамикой процессов ледообразования и ледотаяния. Из представлений о среднеравновесной толщине (Зубов, 1945) следует, что ежегодное летнее стаивание сверху (F) и компенсационное зимнее нарастание льда снизу (A_2) в целом сбалансированы, т. е. $A_2=F$. Тогда в равенстве нам необходимо показать, что $A_1=G$.

Основной поток выносимого льда, транспортируемый Трансарктическим течением, направлен в пролив Фрама, через который ежегодно проходит (млн. км²): 1,25 (Зубов, 1945); 0,90 (Волков, Гудкевич, 1967); 1,30 (Hibler, 1979); 0,75—1,32 (Vinje, 1982); 0,90—1,30 (Wadhams, 1983). Кроме того, часть льдов Антициклонального круговорота попадает в узкие проливы между о-вами Канадского арктического архипелага, однако вынос через проливы составляет 5—10% выноса Восточным Гренландским течением и им можно пренебречь (Зубов, 1945; Шведе, 1966; Шнайхер, 1973; Dunbar, Wittman, 1963; Mosby, 1963; Untersteiner, 1963 и др.). Если учесть высокую сплоченность неподвижного (большую часть года) ледового покрова в этом районе, который держится на уровне 9,3—9,7 баллов в течение 10 мес и лишь в августе-сентябре понижается до 7,9—8,4 баллов, можно предположить, что такая высокая плотность местных льдов является существенной механической преградой, препятствующей проникновению сюда льдов из АБ. Кроме того, движение льдов в Антициклональном круговороте, направленное по касательной к береговой линии островов, создает условия отвода, а не заталкивания льдов в узкие проливы архипелага. Таким образом, можно принять, что вышеприведенные данные отражают достаточно надежно общий вынос льда из бассейна (G): диапазон значений 0,75—1,32 млн. км². Как показано (Wadhams, 1983), это в основном льды, имеющие толщину 3—5 м, т. е. многолетние, и следовательно, генетически связанные с постоянно существующим ледовым покровом СЛО площадью 6,90 млн. км².

Из условий устойчивого равновесия современного ледового покрова (Захаров, 1981) следует, что для компенсации ежегодных потерь старых льдов в результате выноса через пролив Фрама должен быть постоянный источник их поступления в АБ. Для АБ характерна высокая сплоченность ледового покрова в течение всего года, не понижающаяся ниже 9,6 баллов, поэтому можно исключить вероятность образования 16—25% площади теряемых льдов на его акватории. Логично предположить, что таким источником являются льды, образующиеся на шельфе АМ и вовлекающиеся в общую циркуляцию льдов в бассейне. П. А. Гордиенко (1958), изучая закономерности дрейфа льдов в СЛО, назвал Восточно-Сибирское и Чукотское моря — морями вноса однолетнего льда в бассейн. Попадая в зону Трансарктического дрейфа, где вынос от шельфа до пролива Фрама проходит приблизительно за 3 года, они к моменту их выноса становятся многолетними. Тогда из площади сезонных льдов 1,36 млн. км² (A₁) большая их часть расходуется на компенсацию потерь старых льдов, а остальные — либо тают, либо остаются на шельфе, т. е. с учетом межгодовых флуктуаций выносимого и продуцируемого льда $A_1 \cong G$.

Таким образом, Восточно-Сибирское и Чукотское моря, частично открываемые летом, зимой становятся местом, где происходит интенсивное льдообразование (среднемноголетнее значение 1,36 млн. км²), поэтому мы можем рассматривать этот район как **зону продуцирования льда**. Напротив, район Северной Атлантики, куда поступает выносимый из АБ старый лед, можно рассматривать как **зону потребления льда** (средняя оценка из приведенных выше данных — 1,10 млн. км²).

Весь ледовый покров СЛО можно разделить на следующие пять основных зон (рис. 6):

1. Зона замкнутой Антициклональной циркуляции в Американо-Сибирском суббассейне — основная область существования многолетних льдов толщиной 3—5 м, где теоретически льды могут оставаться бесконечно долго. Реальное время пребывания оценивается от 9 до 30 лет. Потеря льдов из этой зоны происходит по периферии круговорота.

II. Зона Трансарктического дрейфа — область существования многолетних льдов, имеющая площадь от островов сибирских морей до условной линии, проходящей от внешней границы Антициклонального круговорота через Северный Полюс к восточному побережью Гренландии. Льды этой зоны подпитываются за счет поступлений с сибирского и канадского шельфов. Время дрейфа льдов в среднем около 3 лет.

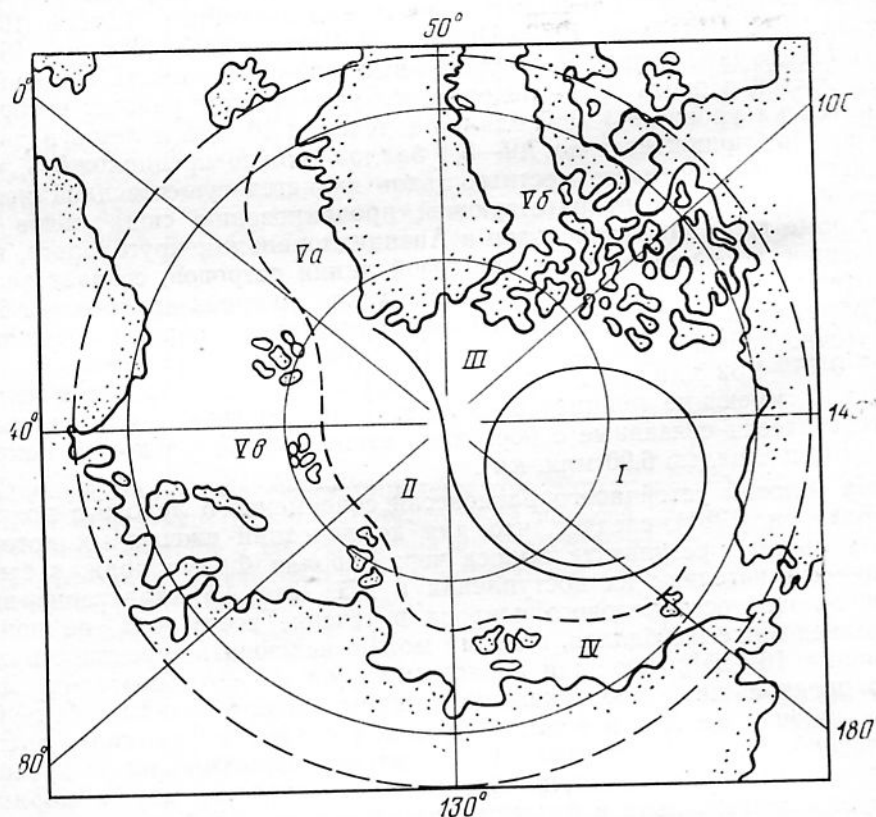


Рис. 6. Географическое районирование ледового покрова Северного Ледовитого океана:

I — антициклональная (замкнутая) циркуляция; II — трансарктический дрейф (транзитная зона); III — переходная зона; IV — зона продуцирования однолетнего льда; V — зона выноса льда (Va — в пролив Фрама; Vb — между о-вами Канадского Арктического архипелага; Vв — в моря Карское, Лаптевых, Баренцево).

III. Переходная зона, разделяющая первые две. Ее многолетние льды могут вовлекаться в дрейф как в зону Антициклональной циркуляции, так и в зону Трансарктического транзита. Время пребывания льдов в этой зоне зависит от того, в каком направлении будет продолжаться их дрейф.

IV. Зона продуцирования однолетних льдов толщиной до 2 м, расположенная на акватории морей Бофорта, Чукотского и Восточно-Сибирского. Льды этой зоны вовлекаются в общую океаническую циркуляцию. Их можно рассматривать как основной источник, компенсирующий потерю льдов из бассейна. Время их пребывания в этой зоне оценивается около года.

V. Зона выноса многолетнего льда — область, где происходит их таяние и разрушение. Льды, попадающие в эту зону, обратно в бас-

сейн не возвращаются. Время их «жизни» — несколько месяцев. В зависимости от того, куда выносятся льды, эту зону можно подразделить на три подзоны:

- V—I. Район от пролива Фрама вдоль восточного побережья Гренландии. Количество вносимого сюда многолетнего льда оценивается от 0,75 до 1,32 млн. км²;
- V—II. Акватория между о-вами Канадского арктического архипелага. Количество выносимого льда — около 0,2 млн. км²;
- V—III. Моря Лаптевых, Карское и Баренцево, которые рассматриваются как моря вноса льда. Данными по количеству вносимого сюда многолетнего льда автор не располагает, но, вероятно, оно того же порядка, что и в зоне V—II, т. е. около 0,2 млн. км².

Четких границ, разделяющих зоны между собой, вероятно, провести нельзя из-за сезонных и межгодовых флуктуаций основных циркуляционных систем — Антициклонального круговорота и Трансарктического дрейфа, вызываемых изменениями барических систем над океаном. С другой стороны, в этом нет особой необходимости, ибо важно представлять, что такие изменения существуют, а линии между зонами определяют положения границ, которые выявляются по данным средних многолетних оценок дрейфа многолетнего льда в СЛО.

2.4. Гидрологическая и гидрохимическая характеристики вод, контактирующих с ледовым покровом

Морской лед генетически связан с водой, из которой он образуется. Из этого следует, что для понимания различных вопросов, связанных с экосистемой льда, например таких, как поступление, рассеивание и вынос ледовых организмов, обмен веществом между водой и льдом и др. — важно знать, как устроена и движется водная среда. В данном разделе основное внимание будет уделено поверхностной арктической водной массе, с которой лед непосредственно контактирует. Ее вертикальную структуру можно рассмотреть на примере распределения температуры (T), солёности (S), растворенного кислорода (O_2), минерального фосфора (P) и кремния (Si) в АБ и на шельфе Восточно-Сибирского и Чукотского морей. Для построения типовых кривых взяты среднегодовые оценки перечисленных параметров на стандартных горизонтах, полученные ежемесячно по маршруту дрейфа станций СП-22 в 1975—1976, 1979—1980 и СП-23 в 1977—1978 гг. Результаты приведены на рис. 7.

Видно, что наблюдается сходство в распределении характеристик как в АБ, так и в АМ, хотя положение экстремумов и абсолютные значения не всегда совпадают. Пунктирной линией выделена верхняя граница атлантической водной массы (по положению О-изотермы). В пределах вертикальной структуры выделяются три прослойки.

Для верхней прослойки характерно однородное распределение параметров от нижней поверхности льда до глубины 50 м в АБ и до 25 м в АМ. Здесь наблюдаются минимальные значения температуры ($-1,65$, $-1,76^\circ\text{C}$), солёности (30, 74—32, 43‰), концентрации фосфора (20—53 мкг/л) и кремния (310—410 мкг/л). Поскольку растворимость O_2 возрастает с уменьшением T и S , то в этих водах наблюдаются также и максимальные концентрации O_2 (7,13—8,89 мл/л), в сравнении с содержанием O_2 в нижележащих водах.

Глубже лежат подповерхностные воды. Их мощность составляет 50—100 (150) м в АБ и 25—100 м в АМ. Характерной особенностью вод этой прослойки является наличие максимумов концентраций P и

Si и кислородного минимума: 30—75 мкг/л для Р, 600—1300 мкг/л для Si и 6,0—7,5 мл/л для O₂. Появление экстремумов концентраций биогенов и кислорода многие авторы связывают с поступлением тихоокеанских вод. Часть этих вод, проникающих через Берингов пролив

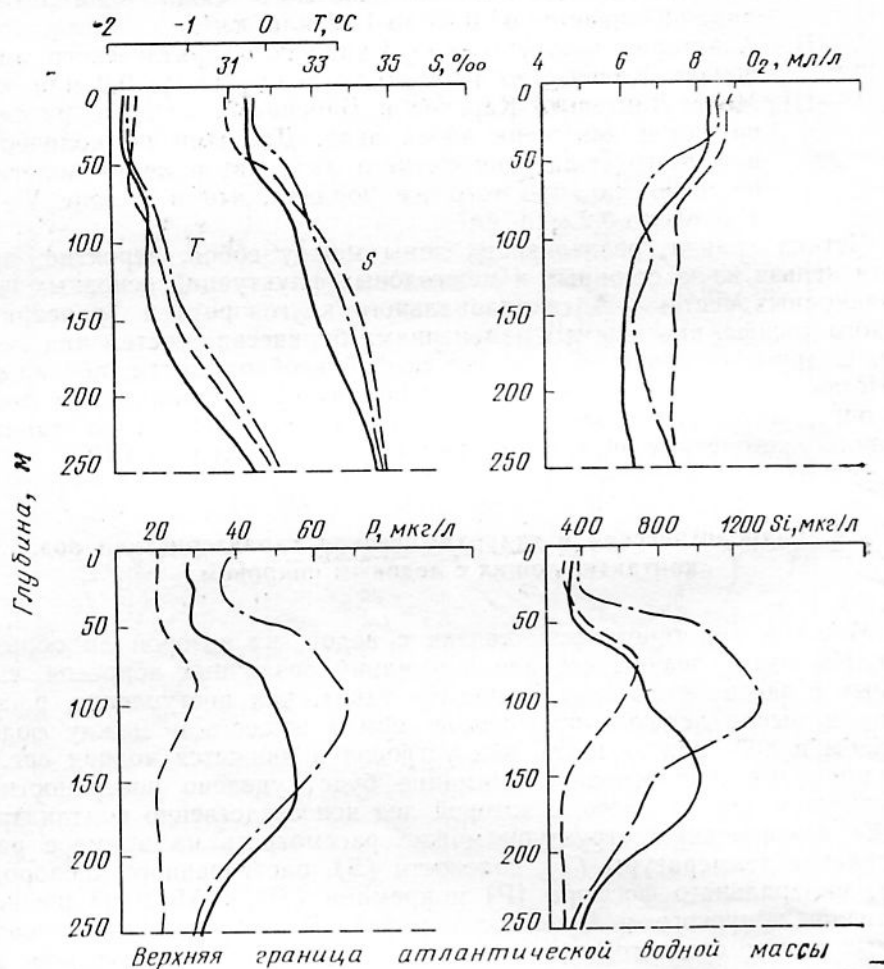


Рис. 7. Распределение температуры, солёности, кислорода и биогенных элементов (фосфора и кремния) в поверхностной арктической водной массе:
 — СП-22 (1975—1976 г.); — СП-23 (1977—1978 г.); — СП-22 (1979—1980 г.).

в Чукотское море, распространяется в бассейне вплоть до СП и далее до берегов Северной Гренландии, где вовлекаются в Восточное Гренландское течение (Гудкович, 1955; Бродский, 1956; Беляков, Русанов, 1971; Трешников, Баранов, 1972 и др.); другая — включается в Антициклональное движение к северу от моря Бофорта (Трешников, 1959).

Нижнюю прослойку, вероятно, можно определить как переходную между поверхностной арктической и атлантической водными массами. Она характеризуется резким возрастанием температуры и солёности и уменьшением концентраций биогенных элементов. Ее мощность составляет 100—250 м.

Сезонные изменения характеристик наблюдаются во всем слое 0—250 м: максимальные колебания наблюдаются в контактом слое вода — лёд, с возрастанием глубины их изменения менее заметны.

В период таяния льда пресные воды стекают и распространяются подо льдом, заполняя все неровности макро- и микрорельефа, частично замерзают на нижней поверхности (Мельников, 1979) или смешиваются с нижележащими более солеными водами. В течение июля-августа в непосредственной близости у льда сохраняется распресненный слой мощностью около 1 м с соленостью, составляющей 26,89—27,08‰ и температурой около 0°C (табл. 1). Именно в это время на нижней поверхности образуются линзы талой воды, размеры и количество которых определяются формой макрорельефа льда. Так, 26 июня 1977 г. на СП-23 под 3-метровым многолетним недеформированным льдом автор наблюдал образование линз из пресной воды, заполняющей куполообразные неровности во льду после стока талой воды сверху. Линзы сохранялись в течение нескольких дней, однако после сильного дрейфа их воды перемешались с нижележащими морскими и соленость повысилась от 15,44 до 28,69‰. Уместно заметить, что такие резкие перепады солености у границы вода — лед, несомненно, должны сказываться на распределении и поведении криопелагических организмов, биотопически связанных с нижней поверхностью льда (Мельников, 1984 б).

Таблица 1

Среднемесячные значения гидрохимических характеристик
в контактном слое вода — лед летом в Арктическом бассейне (СП-23, 1977 г.)
и зимой в Восточно-Сибирском море (СП-22, 1979—1980 гг.)

Характеристики	Лето					Зима				
	Месяц									
	VI	VII	VIII	IX	X	XII	I	II	III	IV
Соленость (S), ‰	29,97	27,98	26,89	30,52	30,15	31,20	31,48	31,44	31,13	31,71
Кислород, мл/л	11,15	8,87	9,08	8,37	8,27	8,82	9,22	8,89	8,84	8,23
Фосфор, мкг/л	32	34	19	11	16	39	37	38	33	40
Кремний, мкг/л	410	460	330	290	220	410	310	400	350	450

Рассмотрим теперь вкратце движение вод, для чего обратимся к рис. 8, на котором показана крупномасштабная циркуляция поверхностных и подповерхностных вод в СЛО.

Главной чертой движения поверхностных вод является область Антициклонального круговорота, располагающаяся в Амеразийском суббассейне, и Трансарктическое течение, берущее начало из районов Чукотского и Восточно-Сибирского морей. Подповерхностные воды, входящие сюда из районов Северной Атлантики в Евразийский суббассейн, имеют циклоническое направление, т. е. направлены против движения поверхностного слоя, а в Амеразийском суббассейне их движение совпадает: оно становится антициклоническим.

Основными факторами, формирующими крупномасштабные потоки, постоянно существующие в одних и тех же районах бассейна, являются ветровое воздействие и водообмен. Прежде всего здесь важно отметить, что крупномасштабные циркуляции поверхностных вод и ледового покрова в общих чертах совпадают (см. рис. 3 и 8). Ветры Арктического антициклона порождают антициклональную систему течений в Амеразийском суббассейне, а выносные ветры в приатлантиче-

ском секторе с периферией Арктического антициклона участвуют в формировании широкого Трансарктического течения (Гудкович, Никифоров, 1965).

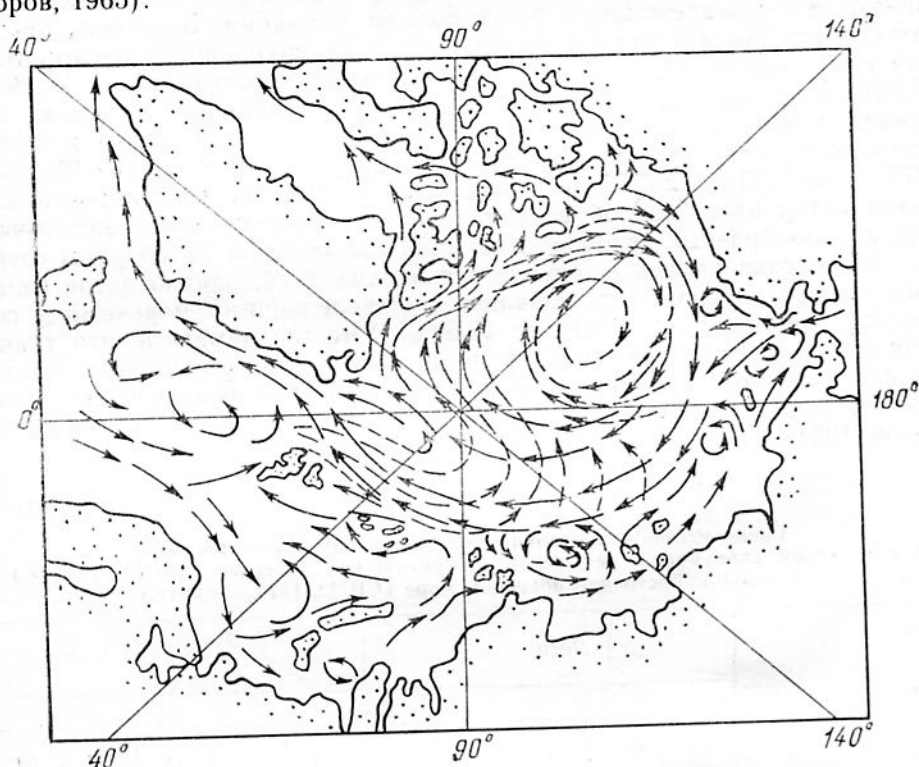


Рис. 8. Циркуляция поверхностных (→) и подповерхностных (---→) течений в СЛО (Атлас океанов, 1980).

Механизмом передачи энергии ветра через дрейфующий лед к поверхностному слою воды является трение, возникающее при взаимодействии подледного градиентного течения с нижней поверхностью льда. К. Ханкинс экспериментально оценил напряжение, оказываемое ветром на верхнюю и водой на нижнюю поверхность многолетнего льда (Hunkins, 1977). Он показал, что между напряжением ветра на верхнюю и воды на нижнюю поверхности имеется хорошая корреляция, причем пики напряжений «вода — лед» идут с некоторым запаздыванием (приблизительно на сутки) за пиками «ветер — лед». В результате увлечения подледного водного слоя усиливается его турбулентное перемешивание. Наличие в АБ довольно интенсивной и продолжительной системы ветров способствует, как следствие процесса перемешивания, возникновению однородного по распределению гидрологических и гидрохимических характеристик поверхностного слоя, о котором было изложено выше. Особенно отчетливо проявляет себя этот процесс летом, в период ледотаяния, когда конвективное перемешивание отсутствует. Эксперименты К. Ханкинса (Hunkins, 1972; 1977) убедительно подтвердили предположение первых исследователей природы циркуляции поверхностных арктических вод, в основе которого лежали представления о ветровом дрейфе (Nansen, 1902; Ширшов, 1938; 1944; Зубов, Сомов, 1940; Шулейкин, 1941; Штокман, 1949 и др.).

В настоящее время имеется много данных о наличии вихрей среднего и синоптического масштаба в циркуляции вод СЛО. «Сам факт

существования вихрей следует считать одной из характернейших черт структуры циркуляции вод в АБ» (Трешников, Баранов, 1972, с. 73). Эта точка зрения была подтверждена наблюдениями во время эксперимента AIDJEX (Coachman, Newton, 1972; Hunkins, 1972): в марте-апреле 1972 г. в семи случаях были зарегистрированы вихри на горизонтах 50—300 м с диаметром порядка 10—20 км, имевших циклоническую и антициклоническую направленность. Наличие вихревых структур не только в поверхностных (Трешников, Баранов, 1972), но и в подповерхностных водах (Aagaard, Coachman, 1977) дает основание предполагать возможности обмена веществом и энергией между подповерхностными водами, богатыми биогенными элементами и бедными кислородом и органическим веществом, с водами, контактирующими со льдом, напротив, содержащими высокие концентрации кислорода и органики и бедными по содержанию биогенных элементов. Другими словами, вихревое движение можно рассматривать как один из возможных механизмов обмена веществом и энергией между ледовым покровом и нижележащими водами.

Выводы

На основании анализа представленных литературных данных, характеризующих прошлое и современное состояние ледового покрова СЛО, можно заключить следующее.

Ледовый покров в СЛО существует с середины плиоцена (около 4 млн. лет), но характерные экологические черты, присущие современному морскому льду, он приобрел с конца плейстоцена (около 0,1 млн. лет), т. е. в эволюционном плане современный арктический морской ледовый покров — довольно молодое образование.

На современном климатическом и гидрологическом уровне морской ледовый покров — устойчивое природное образование. Основной причиной его устойчивости является наличие тонкого стратифицированного поверхностного слоя, предохраняющего контакт морского льда с теплыми атлантическими водами. Механизм, регулирующий среднеравновесную толщину, а также особенности крупномасштабной циркуляции льдов и система, поддерживающая равновесный ледовый баланс, способствуют устойчивости ледового покрова в географических масштабах океана.

Современный морской арктический ледовый покров — сложный природный комплекс, составленный из льдов, различающихся по возрасту, толщине, подвижности и другим признакам. Многолетние льды являются основным его компонентом, доминируя как по площади, так и по объему среди льдов других возрастных групп. Однолетние льды, образующиеся главным образом на акватории АМ, частично компенсируют потери льдов при их дрейфе из АБ в районы Северной Атлантики. Молодые льды и акватории, не занятые ледовым покровом (полюсьи, трещины, разводья), составляют незначительную площадь бассейна.

Глава 3. ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКОГО АРКТИЧЕСКОГО ЛЬДА КАК БИОТОПА

Морской лед, как среда обитания для разнообразных организмов, представляет гетерогенную систему, состоящую из твердой, жидкой и газообразной фаз. Основой для формирования твердой кристаллической структуры, солевых и газовых включений является морская вода,

поэтому их качественные и количественные характеристики будут определяться ее составом и прежде всего соленостью, содержанием растворенных и взвешенных веществ и механических примесей.

В настоящее время в литературе по ледоведению имеются данные о замерзании морской воды, образовании и росте кристаллов льда, формировании жидкой фазы и миграции солей (Савельев, 1963; Гаррисон, Тиллер, 1966; Кингери, Гуднау, 1966; Цуриков, 1976; Whitman, 1926; Adams et al., 1960 и др.). Разработаны основы физической и термодинамической модели строения морского льда (Anderson, Weeks, 1958; Assur, Weeks, 1963; Maykut, Untersteiner, 1971). Вместе с тем в экологии морской лед как физико-химический субстрат для поселения и развития в нем организмов до сих пор не рассматривался. Не рассматривались пространственное и функциональное единство всех его компонентов, их развитие и изменение во времени. Отсюда, цель данной главы — показать особенности формирования льда как биотопы, физико-химические закономерности построения его кристаллической структуры, солевой, биогенный и изотопный состав твердой и жидкой фаз. Предпринимаемый анализ собственных и литературных данных необходим для понимания экологии ледовых организмов, а в конечном счете — для построения теории функционирования исследуемой экосистемы.

3.1. Абиотические факторы

Морской арктический ледовый покров, граничащий с двумя различными по теплоемкости средами — воздухом и водой — подвержен воздействию разнообразных абиотических факторов, среди которых наиболее существенными являются температура и свет.

У верхней границы льда температура изменяется в широких пределах: от 0°C летом до минус 40°C зимой; у нижней — находится почти круглый год у точки замерзания морской воды, т. е. около минус $1,8^{\circ}\text{C}$. В таких резко выраженных градиентных условиях проявляется важная функциональная особенность поведения льда, на которую впервые обратил внимание Ф. Нансен (Nansen, 1902): таяние сверху и компенсационное нарастание снизу. Вследствие этого непрерывного термодинамического процесса на большей части акватории СЛО постоянно сохраняется ледяной покров.

Распределение светового потока также неравномерно. Падающая на верхнюю поверхность солнечная радиация сильно ослабляется при прохождении сквозь снежно-ледяной покров, поэтому по отношению к свету в ледяном покрове можно априори выделить зоны светового насыщения (верхняя поверхность льда) и светового лимитирования (нижняя поверхность).

Температура. Распределение ее величин в толще многолетнего льда показано на рис. 9.

В осенне-зимний период можно выделить две фазы изменения температуры: выхолаживание (сентябрь-январь) и зимнее изотермическое состояние (февраль-март). Для первой фазы характерно сильное охлаждение верхних слоев льда, постепенно проникающее в нижележащие слои, для второй — постепенная стабилизация температуры на одном уровне. Для всего периода отмечен высокий температурный градиент между верхним и нижним слоями.

В весенне-летний период также выделяются две фазы: прогревание (апрель-июнь) и летняя стабилизация температуры (июль-август). 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 жидкой фазы — с другой, обуславливают в это время нестабильность температуры на вертикальном профиле. За весь период наблюдается минимальный температурный градиент между верхней и нижней поверхностями льда.

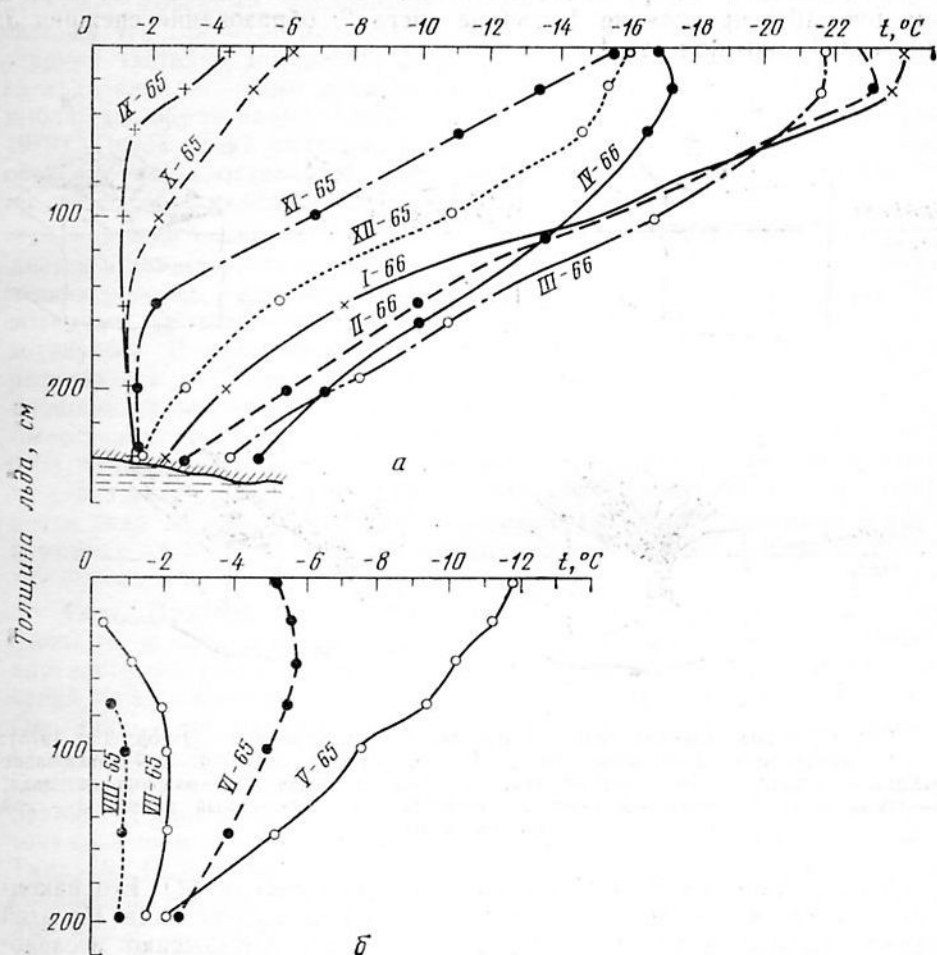


Рис. 9. Распределение температуры в толще ледяного покрова (Гайцхоки, Спинцин, 1970):
а — осенне-зимний период; б — весенне-летний период.

Эти изменения температуры связаны с двумя основными процессами — ледотаянием и ледообразованием. Важно отметить особенности их проявления, поэтому обратимся к рис. 10, на котором схематично показаны изменения, происходящие со снежно-ледяным покровом в результате действия этих процессов.

Осенью, с наступлением похолодания, талая вода снежиц на поверхности льда замерзает, и с этого момента начинается общее охлаждение льда. Когда поток холода достигает нижней поверхности и температура на границе раздела вода — лед опускается до точки замерзания морской воды (минус 1,8°C при 32‰), начинается интенсивное нарастание снизу, которое происходит до тех пор, пока температура в толще льда не стабилизируется и его толщина не достигнет среднего значения. Этот процесс продолжается всю зиму: с сен-

тября по май. За это время сверху на лед выпадают обильные снежные осадки, заполняющие сначала «чаши» снежниц, а затем накапливающиеся плотным мощным слоем на остальной ледовой поверхности.

Летняя динамика оказывается значительно сложнее зимней. В ней можно выделить четыре основных этапа развития льда в этот период (см. рис. 10): предтаяние 1; таяние снега 2; образование снежниц 3; сток талой воды под лед 4.

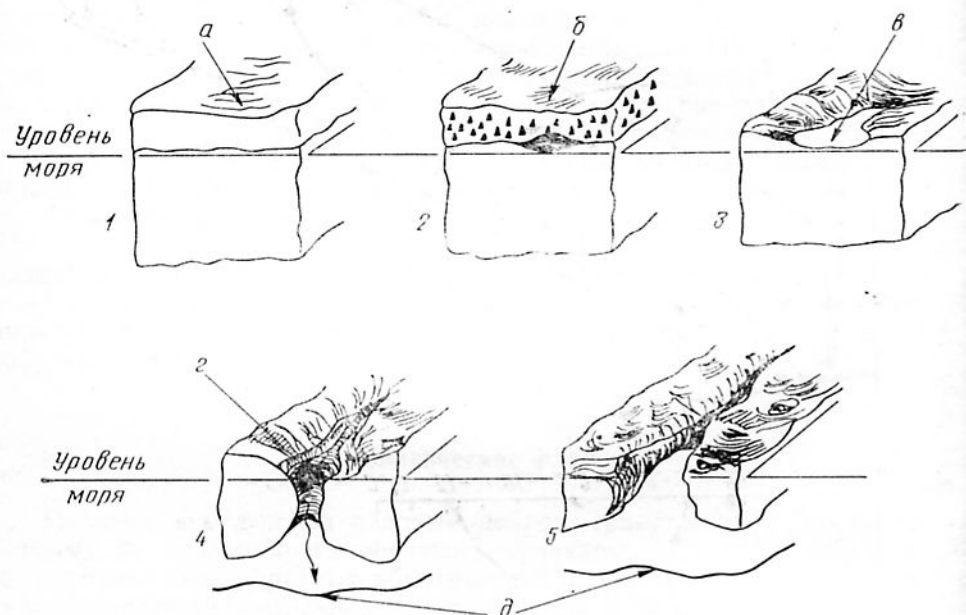


Рис. 10. Фазы развития ледяного покрова в летний период (Jacobs et al., 1975): 1 — предтаяние; 2 — таяние снега; 3 — образование снежниц; 4 — образование дренажных каналов, сток пресной (талой) воды под лед; 5 — разрушение льда; а — сухой снег; б — влажный снег; в — снежница; г — дренажный канал; д — слой пресной воды.

До середины июля лед еще покрыт сухим снегом (1). Его накопление определяется метеосостоянием района и рельефом льда. На этой стадии развития льда еще холодно, однако, как показывают исследования (Jacobs et al., 1975), поглощение тепла постепенно возрастает, и около 10—30% падающей солнечной радиации в это время поглощается снегом и верхней поверхностью льда, в результате чего снег и лед нагреваются до температуры, близкой к точке плавления, хотя температура воздуха еще значительно ниже 0°C . В последней декаде июня снег становится мокрым и с этого момента начинается его интенсивное таяние (2). Особенно заметно прогрев происходит на границе раздела снег — лед, где возникают первые очаги талой воды, которая постепенно накапливается под снегом на поверхности льда, образуя центры будущих снежниц. С этого момента альбедо снежной поверхности уменьшается от 80 до 50% (Hanson, 1961), поглощение солнечной радиации возрастает, что приводит к быстрой абляции снега: снежный покров исчезает и далее таяние охватывает верхние слои льда, в результате чего образуются многочисленные снежницы (3), покрывающие до 40% ледовой поверхности (Грищенко, 1980). Как форма, так и размеры снежниц в это время — самые разнообразные: преобладают круглые и эллипсоидные формы, достигающие в диаметре 10—15 м. Глубина талой воды в них составляет в среднем 60—80 см, а иногда — 100—120 см. При дальнейшем таянии льда перемычки, разделяю-

щие отдельные снежницы друг от друга, исчезают, и их талые воды объединяются, образуя озера площадью до нескольких сотен квадратных метров. В середине июля в отдельных снежницах талые воды протапливают лед, образуя сквозные дыры, через которые начинается их дренаж вниз под лед (4). Стекающие вниз талые пресные воды смешиваются с морскими, имеющими температуру около минус 1,8°C. Поскольку эта температура ниже точки замерзания пресной воды, то последняя частично замерзает, формируя на нижней поверхности старого льда слой молодого вязкого льда. На СП-23 в июле 1977 г. автор наблюдал образование такого льда мощностью 20 см (Мельников, 1979). После стока талых вод верхняя поверхность обсыхает, и здесь остаются лишь отдельные неглубокие снежницы, которые сохраняются до осени — начала зимнего цикла развития.

Продолжительность каждого из этапов не всегда постоянна и меняется в зависимости от местоположения льдов в бассейне и климатических условий в тот или иной сезон. Так, лето 1975 г. на СП-22 было холодным (температура не поднималась выше 0°C), поэтому таяние затнулось. В некоторых местах снег не стаял полностью. Снежницы развивались не интенсивно, а их площадь не превышала 10% всей площади снежно-ледяного покрова. Напротив, лето 1977 г. на СП-23 было значительно теплее (температура воздуха часто держалась выше 0°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 снежницы, площадь которых в момент их максимального развития достигала 60% площади ледового покрова в районе дрейфа станций.

Свет. Проникновение света через снежно-ледяной покров — очень сложный и далеко неравномерный процесс, зависящий от толщины, плотности, состояния снега и льда, наличия примесей, газовых включений, угла падения солнечных лучей, облачности и других факторов. Оно начинается уже при минимальных высотах солнца и продолжается до глубокой осени. Сначала проникновение света под лед не везде равномерно: наиболее освещенные участки — трещины, полыньи, разводья, где свет проникает в воду, минуя лед, и места, где лед покрыт тонким слоем снега и толщина самого льда небольшая (Дубовцев, Тимерев, 1976). На первых порах полярного дня при малой высоте солнца над горизонтом, а следовательно, малом угле падения солнечных лучей на поверхность альbedo составляет 95—98% (Черниговский, 1939), т. е. отражение света еще очень велико. С подъемом солнца на большую высоту проникновение света возрастает: альbedo поверхности уменьшается от 81% в мае до 56—58% в июле-августе (Дубовцев, Тимерев, 1976). Основная причина уменьшения этой величины лежит в исчезновении снежного покрова, который, как показали исследования, значительно ослабляет проходящую через него солнечную радиацию: так, слой снега толщиной 5 см пропускает около 8%, а толщиной 40 см — только 0,5% падающего света (Калитин, 1939). Близкие данные были получены Р. Смитом (Smith, 1973) для прохождения света сквозь лед, покрытый снегом толщиной 30 см: уменьшение наблюдалось на три порядка.

Помимо снега, на прохождение света влияют толщина и состояние кристаллической структуры самого льда. Показано (Гайцхоки, 1970), что наличие включений пузырчатой и вытянутой, трубчатой формы оказывает сильное влияние на проникновение света: во льдах с пузырчатыми включениями задерживается большая часть видимого спектра (20—30% у многолетнего и однолетнего льда и 30—40% — у молодого), а во льдах с включениями трубчатой формы поглощение значительно меньше, так как они более прозрачны.

Рассмотрим теперь, какое количество солнечной радиации проникает через снежно-ледяной покров в воду на нижнюю поверхность льда и как меняется оно в течение сезона. Обратимся для этого к рис. 11, на котором приведены величины измерений радиации, проходящей через многолетний лед, полученные при водолазных наблюдениях на профиле длиной 50 м в десяти точках через каждые 5 м. Все измерения проведены на одном и том же месте и в одних и тех же точках профиля в июне, июле, августе и сентябре 1977 г. на СП-23 (Мельников, 1980). Солнечную радиацию в области спектра 400—800 нм измеряли с помощью датчика с селеновым фотоэлементом в надводном и подводном (у самой поверхности льда) положениях. Из данных следует, что через многолетний лед проходит в основном менее 1% падающей радиации, что соответствует результатам, полученным в Антарктике (0,1—1%) для льда толщиной 3 м (Bunt, Lee, 1970). Максимум проникновения приходится на август (9,4%), когда сверху стает весь снежный покров и около 120 см льда (Мельников, 1979). Интересно отметить, что в конце сентября, когда солнце находится у самого горизонта, а значит угол падения прямой радиации мал и, следовательно, отражение велико, прохождение света лишь вдвое меньше, чем в конце июня при максимальной высоте солнца. Основная причина близости величин (0,28 в июне и 0,13 в сентябре) состоит в том, что, несмотря на уменьшение высоты солнца, количество света, проходящего под лед, возрастает за счет исчезновения снежного покрова и уменьшения толщины самого льда (295 см в июне и 205 см в сентябре).

По мере прохождения света через снежно-ледяной покров меняется не только его количество, но и его спектральный состав.

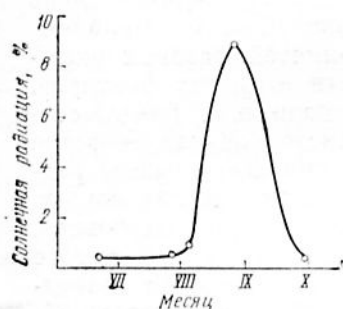


Рис. 11. Прохождение солнечной радиации (400—800 нм) сквозь многолетний лед (СП-23) летом 1977 г.).

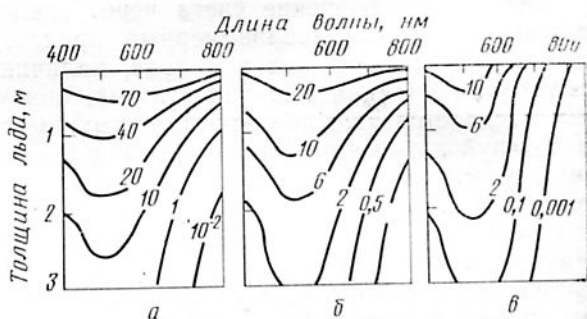


Рис. 12. Процент проникновения ФАР сквозь ледовый покров в зависимости от толщины льда (Maykut, Grenfell, 1975):

а — лед, покрытый слоем мокрого снега толщиной 25 см; б — лед без снега; в — лед со снежной поверхностью.

На рис. 12 представлены данные, характеризующие изменение спектрального состава солнечной радиации в области 400—800 нм при прохождении через лед толщиной 3 м на разных стадиях его развития (Maykut, Grenfell, 1975). Как видно, максимум прохождения радиации лежит в области 450—550 нм, а минимум — в длинноволновой части спектра. Коэффициент прохождения во всем диапазоне волн изменяется в зависимости от состояния поверхности. Например, при длине волны 500 нм из 100% падающей сверху на лед радиации его нижней поверхности достигает только 1%, когда он покрыт 25-сантиметровым слоем мокрого снега, 2—3%, когда снег полностью стает, и около 5—10%, когда лед покрыт снежной. В первом случае прохождение света соответствует состоянию льда на фазе 2, а в двух последних — на фазе 3 (см. рис. 12).

Представленные данные о прохождении света в видимой области спектра (400—800 нм) можно уверенно распространить и на так называемую фотосинтетически активную радиацию (ФАР), играющую важную роль в жизнедеятельности растений, спектр которой (400—700 нм) попадает в область видимого света (Тооминг, Гуляев, 1967).

На основании изложенного можно заключить, что в пределах снежно-ледяного покрова действие температуры и света проявляется не везде одинаково. Верхняя поверхность подвержена самым сильным воздействиям этих факторов. Непосредственно контактируя с воздухом, температура которого изменяется в течение года в широких пределах, она сильно охлаждается зимой, а летом прогревается мощным тепловым потоком. Падающая солнечная радиация наиболее полно поглощается именно здесь сначала снегом, а потом самим льдом. В толще льда проявление температуры и света оказывается значительно сложнее. Максимальные перепады температуры наблюдаются в верхнем слое, а минимальные — в нижнем. Вертикальное распределение светового потока в качественном и количественном отношении также неравномерно. На нижней поверхности льда, в зоне контакта вода — лед температура остается почти постоянной: за год ее изменения составляют не более 1°C. Световые условия также более-менее стабильны: летом количество приходящей на нижнюю поверхность солнечной радиации изменяется в пределах 1% падающей на верхнюю. Основные изменения в этой зоне связаны с распреснением поверхностного слоя в период стока талых вод под лед.

3.2. Физическая структура

3.2.1. Формирование твердой и жидкой фаз

В СЛО ледообразование проходит как на открытой воде, так и снизу на уже существующие льды. Первое связано главным образом с акваторией АМ, вскрывающихся при летнем ледотаянии, и в незначительной степени с водами, открывающимися при образовании трещин, разводий и полыней в результате деформации льдов в центральных районах АБ, второе — со льдами постоянно существующего многолетнего ледяного покрова. Так как ледообразование на открытой воде идет только в первые моменты, а затем увеличение толщины происходит так же, как и при замерзании снизу подо льдом, то оба процесса можно рассматривать как единый. Уместно заметить, что формирование кристаллической структуры морских арктических льдов происходит из воды и только снизу, а антарктических — и снизу, и сверху. Так как образование инфильтрационного льда* — явление главным образом антарктическое (Буйницкий, 1973) и в СЛО встречается очень редко, то в настоящем исследовании эти льды не обсуждаются.

Процесс формирования твердой и жидкой фаз льда протекает одновременно. Он начинается после того, как морская вода охладится до температуры замерзания. Величина последней непостоянна и зависит от солености. Н. Н. Зубов (1945) приводит эмпирическую зависимость между ними: $T = -0,054 S$, из которой следует, что при солености поверхностной арктической воды 30,74—32,43‰ ее температура замерзания составляет минус 1,65—минус 1,75°C.

Вторым необходимым условием этого процесса является наличие ядер кристаллизации, вокруг которых идет нарастание кристаллов.

* Лед, образующийся за счет замерзания снега, пропитанного морской водой.

Как в случае открытой воды, так и при ледообразовании снизу ими могут быть кристаллы снега или льда, уже существующие в данном объеме. Переохлажденные молекулы воды, попадая в электрическое поле ядер кристаллизации, соответствующим образом ориентируются и присоединяются к ним, образуя в начальный момент ветвистые отростки, которые затем развиваются в виде множества параллельных друг другу пластинок — будущих кристаллов. Б. А. Савельев (1963) считает, что в этот момент происходит разделение растворенных в воде солей и зарождающегося монокристалла, так называемое расслаивание: соли оттесняются к его периферии, и он становится окруженным более соленой водой, чем та, из которой образуется. С ростом кристаллов этот соленый слой воды непрерывно отжимается, пополняясь одновременно новыми порциями солей, становясь тем самым еще более соленым. В результате такого процесса кристаллизации морской воды во льду образуются межкристаллические пространства, заполненные концентрированным раствором солей.

По мнению некоторых авторов, содержащиеся в морской воде соли при ледообразовании неминуемо входят и в монокристаллы, но количество включений невелико (Доронин, Хейсин, 1975).

Методом рентгеноструктурного анализа показано (Owston, 1958), что монокристалл льда имеет гексагональную симметрию: атомы водорода расположены в вершинах и в центре тетраэдра, и расстояние между соседними атомами кислорода равно 2,76 Å, а между атомами водорода и кислорода — 0,96 Å. Плотность упаковки молекул в кристаллической решетке такова, что в ней существуют пустоты размерами, несколько превышающими размеры молекул воды. Эти пустоты могут быть заняты молекулами других соединений при условии, что их размеры меньше размеров пустот. Ими могут быть, например, молекулы водорода, неона или гелия размерами около 2,5 Å, что несколько меньше кислородных связей. Но, и это важно отметить, с экологической позиции во внутрикристаллическое пространство не могут быть включены никакие, даже самые элементарные химические соединения, тем более сложные органические молекулы, взвеси или микроорганизмы, поскольку их размеры будут заведомо больше свободных пространств в решетке монокристалла льда.

При дальнейшем росте кристаллов они стремятся сохранить вертикальную ориентировку своих кристаллографических осей неизменной, и их рост продолжается до тех пор, пока поток холода проникает сквозь толщу льда и достигает контактирующих с его нижней поверхностью слоев воды. В АБ этот процесс длится с октября по июль (Грищенко, 1980). За это время кристаллы смерзаются в направлении горизонтальной плоскости и образуют монокристалльный ледяной покров. При анализе монокристаллов было обнаружено, что кристаллы сгруппированы в образования, в пределах которых они проявляют однородные свойства (Andersen, Weeks, 1958; Assur, Weeks, 1963). Такие однородные по свойствам образования В. В. Лавров (1969) предложил называть кристаллитами. В среднем толщина кристаллов составляет 0,46 мм (Andersen, Weeks, 1958), их ширина в несколько раз больше толщины. Длина в вертикальном направлении измеряется десятками сантиметров: 10—40 (Pounder, Little, 1959), 100 и более (Черепанов, 1972). Такие расхождения, вероятно, можно объяснить различиями в условиях формирования кристаллов. Во всяком случае, теоретически их длина в вертикальной плоскости может соответствовать толщине льда, образующегося зимой на открытой воде, т. е. толщине однолетнего льда (Савельев, 1963).

На нижней поверхности растущего снизу ледяного покрова формируется так называемый скелетный слой, состоящий из тонких лезвиеобразных выступов толщиной 1,5—2,0 см и длиной 1—10 см (Гаррисон, Тиллер, 1966). Промежутки, разделяющие выступы скелетного слоя и заполненные морской водой, переходят в промежутки между кристаллами, заполненными рассолом.

В природных условиях ледяной покров в результате многократно повторяющихся процессов зимнего охлаждения и летнего прогревания приобретает неоднородное строение. Обратимся к рис. 13, на котором показаны динамика этих процессов и связанные с ними изменения кристаллической структуры. В качестве примера рассматривается многолетний лед толщиной 3 м в предположении, что за 1 год сверху стаивает, а снизу нарастает по 1 м льда (данные наблюдений на СП-23 в 1977—1978 гг.; Мельников, 1979). Жирной линией отмечена нулевая поверхность, показывающая условно динамику нижнего слоя. Предыстория структуры рассматриваемого льда в расчет не принимается.

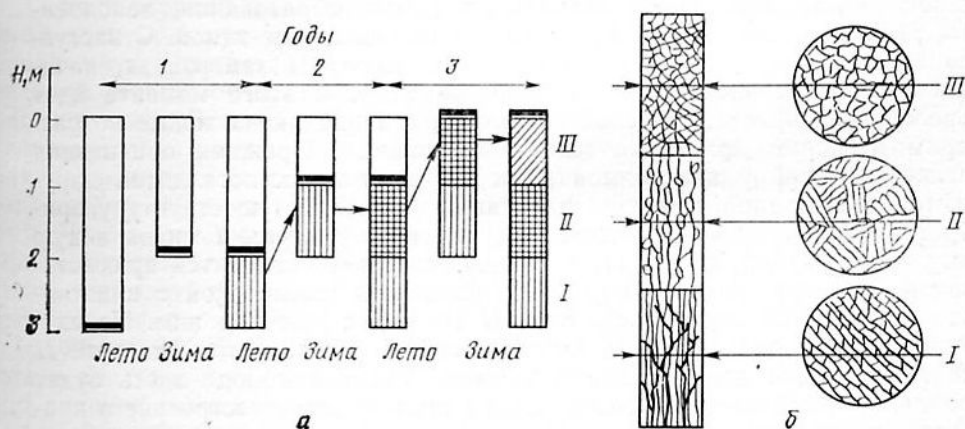


Рис. 13. Динамика процессов таяния и нарастания (а) и связанные с ней изменения кристаллической структуры многолетнего морского льда (б): I — нижний слой; II — средний; III — верхний; б — продольное и поперечное сечения.

Видно, что хотя среднеравновесная толщина сохраняется, за трехлетний цикл лед полностью обновляется: нижний слой постепенно поднимается и к концу цикла достигает поверхности. Толща льда становится составленной из трех слоев, сформировавшихся в различные годы. Обозначим их I, II и III, соответственно — нижний, средний и верхний. Верхний старше нижнего на 2 года, а средний — на 1 год, т. е. по вертикали наблюдается возрастной градиент. Естественно, что слой III дважды проходил стадии охлаждения и прогревания, слой II — всего лишь раз, а слой I — только стадию льдообразования.

Что происходит при этом с кристаллическими структурами слоев, и как велико их разнообразие в природе?

Н. В. Черепанов (1972), изучая морские арктические льды, на основании морфологических и кристаллографических признаков свел все многообразие их кристаллических структур (более 20) к трем основным типам: волокнистые, призматические и зернистые. Для первого типа характерно наличие пластинчато-волокнистой структуры, в которой кристаллы ориентированы по отношению к поверхности вертикально, а их оптические оси — горизонтально. Такая структура формируется при льдообразовании из воды с морской соленостью. У льдов второго типа кристаллы имеют вид призм, усеченных пирамид, игл.

Они ориентированы к поверхности также вертикально, но их оптические оси могут быть расположены и вертикально, и горизонтально. Форма таких кристаллов свойственна для льдов, образующихся из воды соленостью 2—25‰. Льды третьего типа отличаются от первых двух хаотичностью в расположении кристаллов. Их образование связано в основном с пресными водами.

Из анализа текстур многолетних льдов, исследованных на СП-23 в 1977—1978 гг. и на СП-22 в 1979—1980 гг., следовало, что нижние слои имели пластинчато-волокнистую структуру с вертикальной ориентацией кристаллов и кристаллитов. Этот слой, образующийся снизу за зиму из морской воды, соответствует первому типу в классификации Н. В. Черепанова (1972). Как будет показано ниже, именно для этого слоя характерна сильно развитая система каналов стока рассола. Летом, когда толщина льда «прогревается» и тепловой поток достигает слоя *I*, начинается внутриобъемное таяние, в результате чего межкристаллические пространства увеличиваются за счет частичного таяния стенок кристаллов. Здесь появляются полые образования, заполненные раствором солей, менее концентрированным, чем зимой. С наступлением похолодания вода, достигнув температуры замерзания, начинает выкристаллизовываться в твердую фазу. С этого момента идет перестроение кристаллической структуры *I*. Появляются новые по размерам и форме кристаллические образования. Прежняя ориентация оптических осей у кристаллов и их ассоциатов — кристаллитов нарушается, и этот слой, имевший пластинчато-волокнистую структуру, приобретает новые морфологические черты: из структуры *I* он за новую зиму трансформируется в структуру *II*, т. е. она становится призматической. За зиму, когда снизу вновь нарастает новый слой с пластинчато-волокнистой структурой, слой *II* окажется уже под ним. На следующий сезон оба процесса повторяются, но из-за того, что слой *II* окажется ближе к поверхности, влияние тепла и холода здесь будет проявляться сильнее, чем снизу. Снова произойдет перестроение в кристаллической структуре слоя *II*, и он трансформируется в новый слой *III* с типично зернистой структурой.

Итак, к концу третьего года вся толщина многолетнего (в данном случае трехлетнего) льда полностью обновится, и на вертикальном профиле будут различаться три разных по возрасту слоя, имеющие различное кристаллическое строение:

нижний слой *I* — пластинчато-волокнистая структура с вертикальной ориентацией кристаллов;

средний слой *II* — призматическая структура, в которой кристаллы не имеют строго выраженной упорядоченной ориентации;

верхний слой *III* — зернистая структура с ярко выраженной хаотичностью в расположении кристаллов.

Среднеравновесная толщина в таком варианте, который я здесь рассматриваю, сохраняется только при условии стабильности климата в данной точке наблюдений. Только при таком условии мощности слоев будут кратны друг другу. В природных условиях, когда существует сезонная и межгодовая изменчивость климата, мощность слоев, как и их количество, будет разной.

Из наблюдений за соленостью известно, что многолетние льды со временем теряют соли (Мальмгрен, 1930). Этот факт может быть хорошей иллюстрацией соответствия между типами кристаллических структур по классификации Н. В. Черепанова (1972) и соленостью вод, где они формируются: пластинчато-волокнистая структура нижнего слоя образуется из воды соленостью около 32‰ (тип *I*); призма-

тическая структура среднего слоя — из воды соленостью 3—5‰ (тип II) и зернистая структура верхнего слоя образуется при солености менее 1‰ (тип III).

В связи с тем, что в дальнейшем обсуждении состава, распределения и динамики ингредиентов экосистемы нам придется постоянно обращаться к строению ледяного покрова, в целях унифицирования системы в данном исследовании принимается за основу трехслойная структура биотопа. Как было замечено выше, в природных условиях количество слоев может быть больше трех. Однако, с точки зрения автора, уже трехслойная схема строения ледяного покрова принципиально отражает весь спектр основных кристаллических структур, известных для морских арктических льдов.

3.2.2. Жидкая фаза

Если твердая фаза представляет собой консервативный неподвижный элемент структуры льда, то жидкая фаза, напротив, — лабильную подвижную его часть. В литературе по морским льдам до сих пор нет единой теории, объясняющей динамику жидкой фазы в толще многолетнего льда. Все современные представления о ее динамике основаны главным образом на экспериментальных данных с искусственными и на наблюдениях за природными, но только молодыми или однолетними льдами (Цуриков, 1976).

Чтобы составить представление об особенностях поведения жидкой фазы в таком сложном природном комплексе, каким является арктический многолетний лед, необходимо прежде всего рассмотреть все многообразие форм жидкой субстанции во всей толще льда.

Форма. Нижний слой с вертикально ориентированными кристаллами и кристаллитами можно представить как множество параллельных друг другу тонких длинных пластинок, погруженных в концентрированный раствор. Поскольку эти пластинки — кристаллы, не смерзшиеся, а как бы «плавающие» в рассоле, то последний находится между их стенками в виде тонких пленок, сообщающихся между собой. Такая форма характерна для самого нижнего 10—30-миллиметрового слоя. Толщина пленок составляет в среднем 50—100 мкм (Гаррисон, Тиллер, 1966). Выше пленки разрываются на ряды изолированных друг от друга капилляров с диаметром до 1 мм (средний диаметр 0,4 мм) и высотой несколько сантиметров (Lake, Lewis, 1970). Количество таких капилляров составляет $4,2 \cdot 10^5$ под 1 м². Помимо пленок и капилляров, разделяющих кристаллы в нижнем слое льда, развиваются так называемые каналы стока рассола, напоминающие по форме ветвящееся дерево, причем они развиваются как в искусственном (Harrison, 1965; Eide, Martin, 1975), так и в природном морском льду (Lake, Lewis, 1970). Средний диаметр у основания ствола «дерева» порядка 1 см, а его «крона» достигает высоты 60—90 см при толщине льда 160 см (Lake, Lewis, 1970). Как экспериментально показали Эйде и Мартин (Eide, Martin, 1975), эти образования являются главной дренажной системой, по которой происходит выход рассола в воду из образующегося льда. По аналогии с рекой, имеющей площадь водосбора, можно судить об объеме солевого сбора такой же дренажной системы. Поскольку фигура такого рода представляет фракталь, т. е. фигуру с нерегулярной формой (Craig, 1983), то для оценки ее объема следует предположить, что вся эта система в виде ствола и кроны дерева вписывается в цилиндр. При высоте дерева 60 см и диаметре его кроны 15 см, а также количестве таких образований 50—200 шт/м² (Lake, Lewis, 1970; Wakatsuchi, Оно, 1983) объем солевого сбора, «контроли-

руемый» дренажной системой, составит $1,5-6 \cdot 10^5 \text{ см}^3$ или 25—100% объема льда. Следует заметить, что этот объем относится только к той части льда, где находятся каналы стока, т. е. до толщины 60—90 см, считая от нижней поверхности. Как следует из наблюдений *in situ* (Saito, Ono, 1980), каналы развиваются особенно интенсивно при высокой скорости ледообразования; при уменьшении скорости их количество уменьшается в несколько раз, поэтому в быстро растущих молодых льдах каналов будет больше, чем в медленно нарастающих нижних слоях толстых многолетних льдов.

Рассоловые образования в виде тонких пленок и каналов стока встречаются, как правило, только в нижнем, растущем слое ледяного покрова. На следующий год, когда слой I трансформируется в новый средний слой II с призматической структурой, эти рассоловые образования оказываются в более жестких температурных условиях. Попадая из «теплого» нижнего в более холодный средний слой, они разрываются на ряды вертикально ориентированных капилляров. Их диаметр составляет в среднем 140 мкм, а среднее расстояние между центрами — 230 мкм (Andersen, Weeks, 1958). Вертикальная ориентация кристаллов в призматической структуре среднего слоя способствует сохранению здесь рассола в капиллярной форме. Когда же он поднимается к поверхности и оказывается на месте верхнего слоя, где температура самая низкая в сравнении с нижележащими слоями, то капилляры, охлаждаясь, разрываются на отдельные замкнутые образования — рассоловые ячейки, имеющие шаровидную и эллипсоидную форму.

Представленная схема распределения рассоловых образований в толще ледяного покрова отвечает зимнему состоянию льда, она рассмотрена при переходе снизу вверх: в нижнем слое рассол находится в виде тонких пленок и каналов стока, в среднем — в виде капилляров, а в верхнем — в основном в виде ячеек.

Летом (при повышении температуры) стенки кристаллов, окружающие ячейки, начинают таять и объем последних увеличивается: они вновь сливаются друг с другом. Дальнейшее прогревание льда приводит к тому, что в результате формируются образования типа пор и каверн диаметром 1—5 см, заполненные разбавленным рассолом. И поры, и каверны — типично летние образования. Об их нахождении в верхних отделах летних тающих льдов известно из работ Нансена (Nansen, 1906). С июня по август процесс внутриобъемного таяния охватывает всю толщу льда, и за это время количество пор и каверн непрерывно растет, особенно в верхнем и менее в среднем слоях. Зернистость кристаллической структуры верхнего слоя с хаотическим расположением кристаллов, вероятно, способствует большему задержанию солнечной радиации, а следовательно, быстрому таянию этого слоя. В течение короткого арктического лета происходит его деструкция, и толща льда оказывается составленной из двух слоев: среднего, который стал верхним, но еще не прошел зимнюю стадию перекристаллизации структуры, и нижнего. Как известно, количество пор растет с увеличением температуры (Савельев, 1963). Наблюдениями показано (Богородский, Гаврило, 1980), что максимальная пористость приурочена к верхнему 1-метровому слою, а минимальная — к нижележащим слоям. Анализ текстур летних льдов подтверждает эти наблюдения: поры и каверны доминируют наверху, а капиллярные образования — внизу.

Объем рассола. Как следует из предыдущего раздела, вся жидкая фаза льда находится в пространствах между кристаллами. Этот объем есть не что иное, как объем «жизненного» пространства ледовых организмов, поэтому важно знать его величину. В связи с тем, что меж-

кристаллические образования типа «ветвящихся» каналов стока, вертикальных каналов или капилляров, рассоловых ячеек и пленок, разнообразных пор и каверн имеют неопределенную (фрактальную) геометрическую размерность и, кроме того, их размеры постоянно меняются вследствие термодинамических процессов, определить их объем непосредственным измерением, предполагая под каждым образованием определенную геометрическую фигуру, не представляется возможным, поэтому следует найти косвенный способ измерения его величины. Им может служить объем жидкой фазы, заполняющей эти межкристаллические образования.

В настоящее время имеются достоверные количественные оценки ее объема (Зубов, 1945; Цуриков, 1976; Nelson, Tompson, 1954; Wakatsuchi, Ono, 1983 и др.), в основе которых лежит зависимость концентрации рассола от температуры окружающей среды. Как видно (рис. 14), с ростом температуры объем рассола (точнее, его доля по отношению к твердой фазе льда) возрастает, а при понижении — асимптотично уменьшается, достигая нулевых значений при минус 36°C — температуре, когда происходит выпадение солей из рассола в твердую фазу (Гиттерман, 1937; Савельев, 1963). Данная зависимость в совокупности с другими данными, например такими, как особенности распределения температуры в толще летнего и зимнего льда и рассоловых

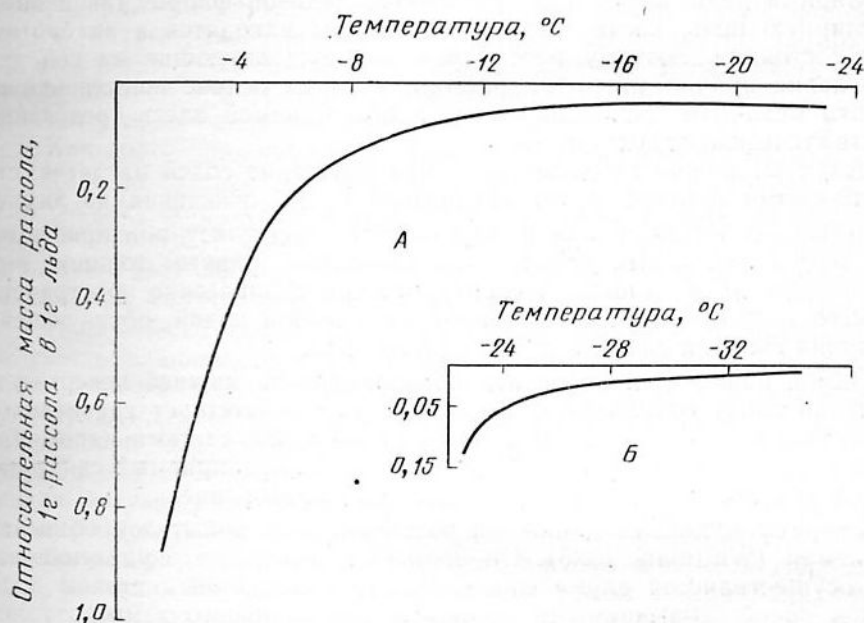


Рис. 14. Изменение с температурой относительной массы жидкой фазы во льду (А — по Цурикову, 1976; Б — по Нельсону, Томпсону, 1954).

образований в кристаллической структуре, хорошо иллюстрирует динамику соотношений и причины, их определяющие, между жидкой и твердой фазами в течение года. Так, при минус 2°C — температуре, наблюдающейся в самом нижнем пограничном с водой скелетном слое, на долю жидкой фазы приходится $0,7$ объема льда; при минус 4°C — $0,35$, а при минус 8°C — около $0,1$. В самое холодное время года (январь-март) лед сверху охлаждается до минус 22 —минус 30°C (Гайнхоки, Спицын, 1970; Untersteiner, 1967). Данные, представленные на вставке рис. 14, показывают, что при такой температуре жидкая фаза в верхних отделах льда сохраняется,

хотя и в небольших объемах, даже при самых низких температурах, наблюдающихся зимой. Таким образом, соотношение объемов между жидкой и твердой фазами 1:10 и более характерно для зимней стадии развития ледяного покрова и наблюдается главным образом в среднем и верхнем слоях, где лед охлаждается до температуры минус 8—минус 24°C (см. рис. 9). Соотношение 1:3 характерно для нижнего слоя с хорошо развитой дренажной системой рассола в любое время года и для всей толщи льда летом, когда лед «прогревается» до температуры минус 2—минус 4°C.

Миграция жидкой фазы. С первых арктических экспедиций известно, что морской лед (в пересчете на эквивалентный объем морской воды) более пресный, чем вода, из которой он образуется. Этот факт послужил поводом для проведения многочисленных исследований на искусственных и природных льдах для выявления механизма, ответственного за выведение солей из льда в воду (Whitman, 1926; Мальмгрен, 1930; Zubov, 1945; Кингери, Гуднау, 1966; Untersteiner, 1967; Lake, Lewis, 1970; Eide, Martin, 1975 и др.). Однако до сих пор в литературе нет единой теории миграции солей, охватывающей все многообразие кристаллических структур и рассоловых образований в толще ледяного покрова. Вместе с тем для данной работы важно знать механизм солевого потока по всей толще многослойного льда, как летом в полярный день, когда идет фотосинтез ледовой флоры, так и зимой в полярную ночь, когда ледовые организмы находятся в анабиотическом состоянии, поэтому рассмотрим все существующие на сей день объяснения причин миграции рассола и на их основе попытаемся построить механизм движения солей в обсуждаемой здесь трехслойной кристаллической структуре льда.

Априори можно предположить, что поведение солей на летней стадии развития биотопа будет отличаться от их поведения на зимней.

Летом, собственно, как и круглый год, лед снизу подпирает морская вода с некоторым избыточным давлением, равным толщине льда с поправкой на плотность, а сверху межкристаллические пространства верхнего и среднего слоев подпираются пресной водой, образующейся от таяния сначала снега, а потом самого льда.

Зимой начинается новое ледообразование на нижней поверхности. Давление снизу сохраняется, но сверху уже отсутствует гравитационное давление талой воды. В это время года вся система напоминает собой «душлаг» с закрытой сверху крышкой, подпираемый снизу давлением морской воды, из которой идет ледообразование.

Впервые механизм движения солей во льду попытался объяснить В. Уитман (Whitman, 1926). Он пришел к выводу, что удаление рассола осуществляется двумя способами: гравитационным стоком и движением солей, вызываемыми наличием вертикального температурного градиента. Первый возникает во льду под действием силы тяжести вследствие различий между плотностями рассола и морской воды, а второй — вследствие того, что рассоловые ячейки, находящиеся в разных температурных условиях, начинают двигаться из более холодных слоев льда к более теплым. Экспериментально показано, что гравитационный сток рассола является основным способом удаления солей из новообразующегося льда, причем на этой стадии его развития гравитационный сток значительно превосходит выход солей под действием температурного градиента. Механизм В. Уитмана предусматривает движение рассола во льду в виде рассоловых ячеек, скорость которых, измеренная экспериментально, составляет порядка 10—150 мкм/ч (Кингери, Гуднау, 1966). Н. Унтерштайнер (Untersteiner, 1967) отметил, что такое выведение рассола слишком медленное, чтобы объяснить наблюдаемые изменения солёности, и предположил, что, помимо

этих двух механизмов, должен существовать третий, который он определил как «выпуск» рассола (brine expulsion). Его существование было затем экспериментально подтверждено.

Р. Лейк и Е. Льюис, изучая строение каналов стока, обнаружили в их основании сужения, диаметр которых был в 3—5 раз уже диаметра самого канала (Lake, Lewis, 1970). Эта система по конструктивным особенностям напоминает шприц с иглой. Авторы не придали значения особенностям строения канала, но предположили, что в такой системе должно иметь место двустороннее встречное движение рассола и морской воды. Это предположение сначала было подтверждено на опыте с концентрированным NaCl (Martin, 1970). Было установлено, что если шприц, заполненный таким раствором, опустить в менее концентрированную жидкость, например в дистиллированную воду, то в игле начнется движение концентрированного раствора вниз, а слабого — вверх, причем это движение будет иметь периодический характер. В его опыте осцилляции продолжались в течение 4 сут с периодичностью 40 с. Этот эксперимент был затем повторен на растущем морском искусственном льду (Eide, Martin, 1975). Была получена осцилляция, продолжавшаяся 8 ч с периодичностью около 1 ч, причем движение рассола вниз длилось приблизительно 45 мин, а подъем морской воды вверх — 15 мин. Причиной осцилляций, по мнению авторов, является то, что уровень рассола внутри канала колеблется между двумя положениями гидростатического равновесия: нижним, когда рассол выталкивается из канала и заполняет сужение, и верхним, когда часть рассола диффундирует в морскую воду и последняя заменяет его в сужении и затем разбавляет рассол внутри канала.

Как долго продолжаются осцилляции в природных льдах?

Хотя до сих пор еще нет наблюдений, прямо отвечающих на данный вопрос, есть все основания предполагать, исходя из механизма, разработанного И. Эйде и С. Мартиным (Eide, Martin, 1975), что они действуют круглый год. С точки зрения автора, у осцилляций, вероятно, должны различаться две стадии: зимняя и летняя.

Теоретически осцилляции будут продолжаться до тех пор, пока соленость находящегося в каналах рассола не сравняется с соленостью морской воды, с которой происходит обмен. В эксперименте С. Мартина (Martin, 1970) осцилляции наблюдались 4 сут и прекращались при выравнивании концентрации NaCl внутри шприца и вне его. Однако такой колебательный процесс соответствует закону движения затухающего маятника: без подведения возбуждающей силы (температуры — в первом случае или упругости пружины — во втором) колебания прекращаются. Но температура льда в течение года изменяется (см. рис. 9). Можно отметить, что зимой толща льда, судя по распределению температуры, работает в режиме криостата, т. е. при температурах значительно меньших 0°C , а летом — в режиме термо(тепло)стата, т. е. при температурах, близких к 0°C . Зимой осцилляция будет продолжаться до того момента, пока работает криостат: сверху вниз идет постоянный поток холода, вызывающий ледообразование и одновременно образование рассола и его выведение вниз по каналам стока. Весной, когда температура начинает постепенно повышаться, скорость ледообразования уменьшается, и соответственно уменьшению скорости уменьшается поток выходящего из льда рассола (Wakatsuchi, Оно, 1983). Вероятно, зимняя стадия осцилляций к моменту окончания ледообразования заканчивается.

Летом, когда наступает время работы термостата, вследствие «прогрева» льда начинается внутриобъемное таяние: концентрация рассола в это время уменьшается и при достижении им значений меньших, чем значения солености морской воды, возникает градиент концентраций

солей внутри и вне каналов стока, что, в свою очередь, даст импульс для начала летней осцилляции. Если в момент роста льда (зимой) за один цикл осцилляции вход морской воды в канал будет длиться 15 мин, а выход из него рассола — 45 мин, т. е. соотношение времени входа и выхода потоков составляет 1:4 (Eide, Martin, 1975), то летом, когда лед тает, вероятно, это соотношение поменяется на противоположное. Подтверждением этого вывода может быть тот факт, что с позиций формальной химической кинетики поток у двух взаимодействующих субстанций направлен в сторону градиента концентрации, т. е. от большой к малой. Уменьшение концентрации рассола внутри каналов стока по отношению к концентрации солей в воде в этот момент идет как за счет его разбавления талой водой вследствие внутри-объемного таяния стенок каналов, так и за счет интенсивного потребления солей из рассола в каналах стока при фотосинтезе ледовой флоры.

Здесь нет надобности подробно рассматривать физико-химическую природу этого интересного феномена, поскольку его обсуждение будет выходить за рамки настоящей работы. Заметим лишь, что наличие осцилляций представляет для данного исследования чрезвычайно важное значение, ибо оно доказывает существование двустороннего потока жидкостей, направленных из льда в воду и из воды в лед. Это тем более важно в связи с тем, что каналы стока, как было показано выше, охватывают значительную часть объема слоя толщиной 0—60 см, а это значит, что осцилляции охватывают почти всю пластинчато-волокнистую структуру нижнего слоя льда.

В среднем и верхнем слоях, где рассол находится в образованиях типа капилляров и ячеек, миграция солей определяется гравитационным стоком и движением, вызываемым температурным градиентом. Если допустить, что рассол в данном капилляре представляет собой вытянутую ячейку, то механизм движения солей в этих образованиях можно рассматривать как единый.

В. Уитман (Whitman, 1926) показал, что концентрация солей в рассоловой ячейке определяется температурой слоя, в котором она находится. В поле температурного градиента концентрация солей в ячейке будет выше на более теплой, и ниже — на более холодной ее стороне, поэтому с теплой стороны лед будет расплавляться и тем самым разбавлять рассол, а у холодной — замерзать и, следовательно, повышать его концентрацию. В результате ячейка начнет двигаться в направлении температурного градиента: от холодного к теплему слою. Зимой такое движение будет направлено сверху вниз: от верхнего к среднему слою. Летом в среднем слое наблюдается самая низкая температура (см. рис. 9), поэтому движение рассоловых ячеек в это время должно быть направлено от среднего к верхнему слою. Однако летом, как уже отмечалось выше, капилляры и ячейки увеличивают свои размеры и преобразуются в такие образования, как поры, каверны и т. п., заполненные разбавленным рассолом. Отсюда, главную роль в его движении в это время года начинает играть гравитационный сток. Абляция верхнего слоя в результате плавления льда под действием солнечной радиации в течение короткого полярного лета способствует образованию талой воды на ледовой поверхности и ее инфильтрации через неоднородности в кристаллической структуре верхнего и среднего слоев (Colbeck, 1979). Дренаживание талой воды по капиллярной системе также определяется гравитационным стоком, а влияние капиллярных сил в сравнении со стоком — незначительно.

На основании вышеизложенного можно заключить, что в любое время года вектор движения солей в верхнем и среднем слоях льда

направлен сверху вниз, поэтому эти отделы льда по солености оказываются самыми пресными в сравнении с нижним слоем, а вектор движения солей в последнем — в обоих направлениях.

3.3. Химический состав

Основой для формирования химического состава морского льда является запас разнообразных минеральных и органических веществ, находящихся в морской воде, из которой происходит ледообразование, и в атмосферных осадках, выпадающих на его поверхность главным образом в виде снега. Так как накопление снега в целом за год составляет лишь несколько процентов объема льда (Брызгин, Воскресенский, 1981) и, кроме того, концентрация веществ в свежевывавшем снеге значительно меньше, чем в морской воде (Bennington, 1962), то этим поступлением в биотоп можно уверенно пренебречь и в дальнейшем считать, что основной поток химических ингредиентов в лед поступает из морской воды.

Прежде чем перейти к рассмотрению имеющихся в нашем распоряжении материалов, следует отметить, что по отношению ко льду нужно различать два понятия солености: соленость льда и соленость жидкой фазы. Первое отражает общее содержание солей во льду и его удобно использовать, чтобы показать особенности их распределения и динамики, а также для сравнения с другими льдами и морской водой. Второе характеризует концентрацию солей, при которой обитают ледовые организмы, и оно удобно при обсуждении вопросов, связанных с их экологией. Смысл такого разделения будет более понятен из дальнейших рассуждений. В толще многолетнего льда выделяются два растительных сообщества, функционирующих независимо друг от друга: первое, составленное в основном из одноклеточных водорослей Chlorophyta, приурочено к верхнему слою, второе, состоящее главным образом из одноклеточных Diatomeae, связано с нижним. В связи с этим в данном разделе важно обратить внимание на различие химического состава именно между пограничными слоями, не выделяя какие-либо характерные особенности химического состава среднего слоя, который будем рассматривать как переходный между первыми двумя.

3.3.1. Соленость

Соленость является одним из важнейших показателей, характеризующих водную среду. Именно по отношению к солености различают в качественном и количественном отношениях главные типы водной фауны и флоры (морские, пресноводные, солоноватоводные; Зернов, 1949) и водоемы (пресноводные соленостью менее 0,5‰, миксогалинные 0,5—30 (40), эвгалинные 30—40 и гипергалинные — более 40‰, Хлебович, 1977). Такое деление позволяет различать водоемы и их фаунистические и флористические комплексы, развивающиеся в условиях незначительных колебаний солености.

Наряду со стеногалинными водоемами в природе встречаются и такие, в которых одновременно с пресной сохраняется и морская вода. Прекрасным примером такого водоема является реликтовое озеро Могильное на о-ве Кильдин, у побережья Мурмана в Баренцевом море. В гидрологическом отношении для него характерна плотностная стратификация с исключительно высокими значениями градиента плотности: при средней глубине озера 7,4 м (максимальная глубина 16,3 м) вертикальная составляющая солености изменяется от 30,9‰ в нижних, придонных слоях до 1—2‰ на поверхности (Гуревич, 1975).

Биотопом, подобным озеру Могильному, несомненно, является арктический морской лед. Наша цель — показать, что именно в толще многолетнего льда наблюдается схожая стратификация солености и именно наличие градиента солености является одной из причин различия видового состава функционирующих здесь растительных сообществ: типично морского в нижнем слое и типично пресноводного — в верхнем.

Изучению солености морского льда посвящено большое количество исследований, и здесь нет возможности провести их подробный критический анализ. Большая заслуга в разработке существующих до настоящего времени представлений об этом показателе принадлежит Ф. Мальмгрену. Его работа (Malmgren, 1927), ставшая классической, основана на материалах, собранных им во время трехлетнего дрейфа «Мод» в Чукотском и Восточно-Сибирском морях в 1922—1925 гг. Основываясь на собственных результатах наблюдений, он пришел к выводу: чем старше льды, тем они больше теряют солей. Это положение подтверждают данные, приведенные в табл. 2. Среднее значение солености молодого льда $9,24\text{‰}$ выше, чем у однолетнего $3,71\text{‰}$ и многолетнего $1,35$ и $2,76\text{‰}$ соответственно. Рассмотрим причины, обуславливающие наблюдаемые различия.

Таблица 2

Средние значения солености (в ‰) молодого, однолетнего и многолетнего (летняя и зимняя стадии развития) льдов, по данным наблюдений на СП-23 в 1977—1978 гг. и на СП-22 в 1979—1980 гг.

Тип льда			
молодой	однолетний	многолетний	
		лето	зима
$\bar{x}=9,24$	$\bar{x}=3,71$	$\bar{x}=1,35$	$\bar{x}=2,76$
$\sigma=4,08$	$\sigma=2,74$	$\sigma=0,72$	$\sigma=1,46$
$n=11$	$n=39$	$n=39$	$n=37$

В начальный момент ледообразования не все соли «выжимаются» из льда вследствие высокой скорости нарастания, и часть их удерживается в межкристаллических пространствах, поэтому в молодых льдах наблюдаются высокие значения солености. М. Накава и Н. Синха (Nakawa, Sinha, 1981) наблюдали в нижнем слое соленость до 25‰ . По мере увеличения толщины (переход молодых форм льда в однолетние) скорость ледообразования уменьшается, и соли успевают покинуть лед, что, в свою очередь, определяет меньшее значение солености у следующей возрастной группы. Причиной более низкой солености многолетнего льда является то обстоятельство, что он неоднократно проходил стадию ледотаяния. В результате внутриобъемного таяния пористость растет, поэтому рассоловые ячейки, разбавляемые талой водой, под действием сил тяжести дренируют вниз и способствуют тем самым более активному выведению солей. Зимой соленость многолетнего льда несколько увеличивается в сравнении с летней (см. табл. 2), что связано с нарастанием снизу нового слоя повышенной солености и в целом повышает соленость всей толщи многолетнего льда.

Как отмечалось ранее, в многолетнем льду существует возрастной градиент между верхним и нижним слоями (минимум два года), поэтому первый можно рассматривать как старый, а последний — как молодой лед. Если взять в качестве альтернативы данные табл. 2, то

следует ожидать, что по вертикали должен наблюдаться градиент солености между ними. Результаты измерений ее величин, представленные на рис. 15, показывают, что это действительно так: у поверхности лед — воздух соленость в большинстве случаев составляет около 0,1‰, а у границы вода — лед достигает значений 2—3‰ в течение всего года. Градиент солености будет проявляться еще более заметно, если перейти от солености льда к солености его жидкой фазы. Остановимся на этом вопросе подробнее, ибо он связан с одним экологическим «парадоксом», который обсуждался в работе (Мельников, 1986). Суть его в следующем.

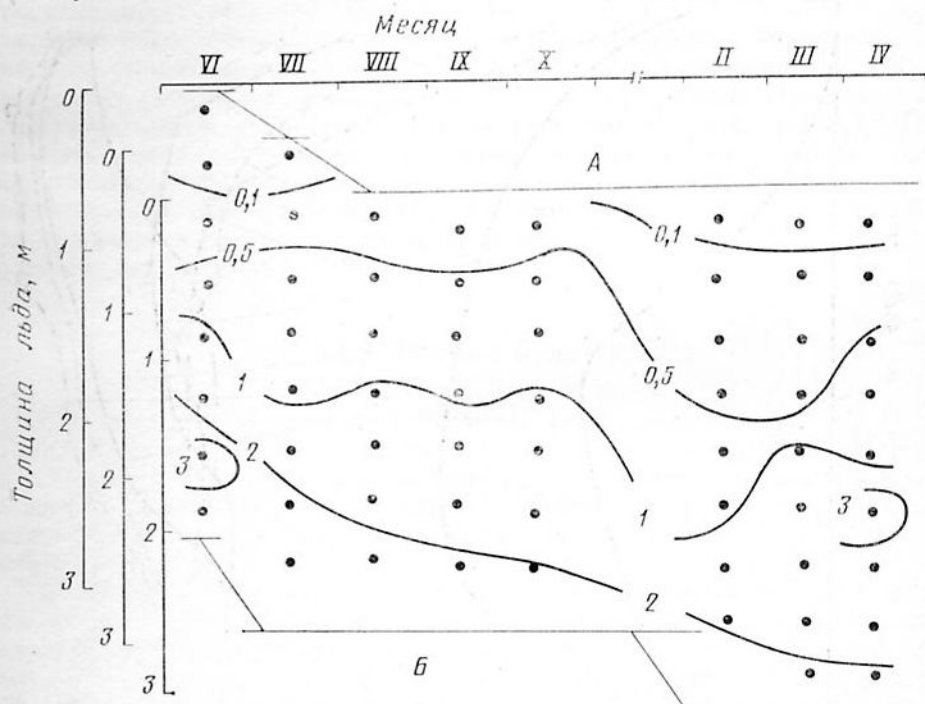


Рис. 15. Соленость многолетнего льда (СП-23 в 1977—1978 гг.). Горизонты отбора проб приведены к 0-поверхности в соответствии с динамикой толщины льда в этот сезон (Мельников, 1979): А — верхняя поверхность, Б — нижняя.

П. И. Усачев (1949), анализируя микрофлору морских льдов, показал, что наряду с пресноводными и солоноватоводными формами она представлена также и типично морскими видами. Из зарегистрированных им 100 таксонов морских водорослей почти все обитают во льду, имеющем соленость приблизительно 2—3‰. Он не дал объяснения такой «странной» экологии. Чтобы понять, что лежит в основе этого парадокса, вспомним, что соленость льда определяется как количество граммов солей в 1 кг льда или 1 л талой воды. Но ведь соли растворены только в жидкой, а не в твердой фазе льда, поэтому измеренное количество солей должно быть отнесено не к 1 кг льда (или 1 л талой воды), а лишь к объему, занимаемому жидкой фазой, т. е.

$$S_p = \frac{S_l}{V_p},$$

где S_p и S_l — соленость рассола и льда соответственно;

V_p — объем рассола при наблюдаемой солености S_l и температуре льда на данном горизонте.

Таким образом, зная измеренную соленость льда S_d и объем жидкой фазы, т. е. V_p , при наблюдаемых величинах температуры и солености, можно рассчитать истинную соленость рассола, при которой живут ледовые организмы на том или ином горизонте. На рис. 16 представлены данные, полученные на основании наблюдений за соленостью и температурой многолетнего льда на одном из ледовых полигонов.

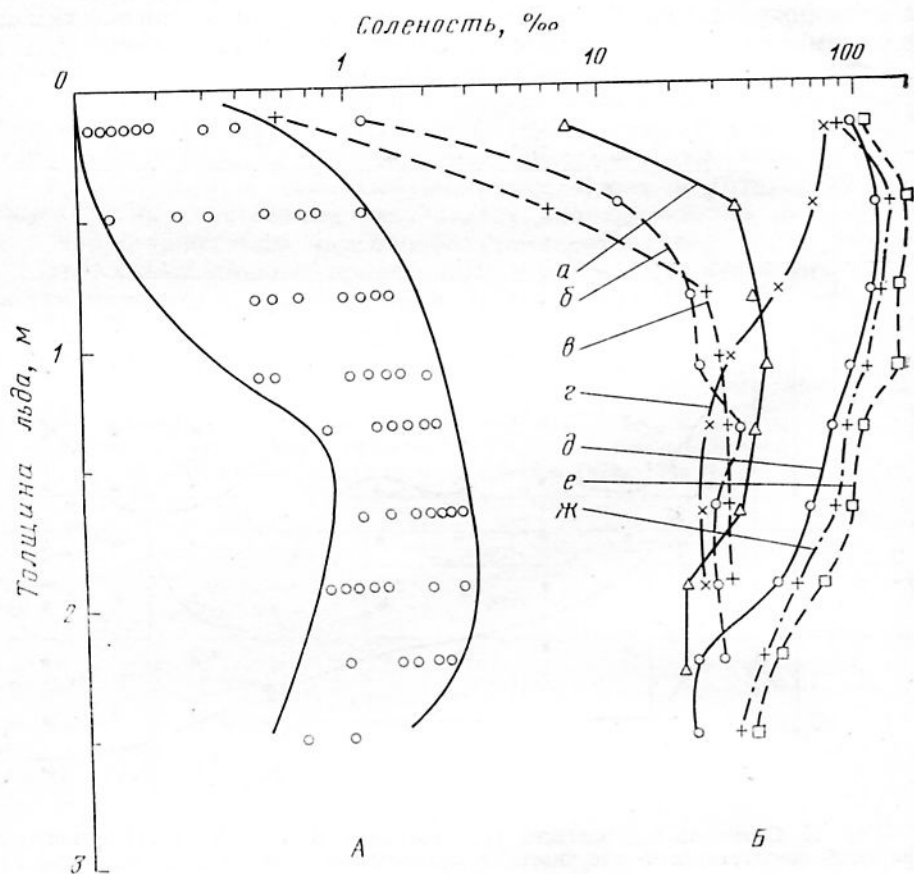


Рис. 16. Соленость морского льда (А) и соленость жидкой фазы льда (Б) (СП-23 в 1977—1978 гг.):

а — июнь; б — июль; в — август; г — октябрь; д — февраль; е — март; ж — апрель.

на дрейфующей станции СП-23 в 1977—1978 гг. Слева на графике даны точки, отражающие измеренную величину солености во льду; справа — истинная соленость жидкой фазы, рассчитанная на основании наблюдаемых величин солености и температуры льда на соответствующих горизонтах. Значения V_p взяты из работы В. Л. Цурикова (1976), соответствующие объему рассола (в см^3 рассола на 1 см^3 льда) в морском льду при различной температуре и хлорности. Из графика следует, что летом (июнь-август), в период интенсивного таяния льда, соленость в верхнем слое составляет 1—10‰, увеличиваясь в среднем, и достигает значений 30—35‰ в нижнем слое. Зимой (октябрь-апрель) распределение солености соответствует распределению температуры в толще льда: в верхних, максимально охлажденных горизонтах наблюдаются рассолы с соленостью гипергалинного раство

ра — более 100‰, а внизу — около 40—50‰. Следовательно, парадокса нет: летом в жидкой фазе нижнего слоя устанавливается соленость, близкая к солености морской воды, а в верхнем слое — близкая к солености пресной и солоноватоводной среды; зимой соленость жидкой фазы становится более высокой.

На основании данных, представленных на рис. 16, и классификации водоемов по солености среды (Хлебович, 1977) в толще многолетнего льда можно выделить, по крайней мере, две зоны: олигогалинная, соответствующая солености верхнего слоя и эвгалинная, соответствующая солености нижнего слоя льда. Такое деление биотопа будет отвечать только летнему состоянию, когда лед «прогревается» и таяние охватывает главным образом верхний и в меньшей степени средний слой. Зимой общая соленость льда в каждом слое изменяется. Как следует из рис. 16, в верхнем слое соленость жидкой фазы растет и достигает 100‰ и более, в среднем слое также увеличивается, а в нижнем — сохраняется около значений солености, характерных для морской воды. Из этого следует, что зимой в результате изменений климатических условий в верхнем и среднем слоях льда миксогалинная соленость меняется на гипергалинную, а в нижнем — эвгалинная соленость сохраняется на одном уровне.

3.3.2. Ионный состав

Как известно, характерной особенностью морской воды является стабильность ее солевого состава. Для настоящего исследования важно установить, как ведут себя главные ионы в толще многолетнего льда на всех стадиях его развития. Другими словами, сохраняется ли постоянство соотношений между ними, наблюдающееся в морской воде, из которой образуется лед.

В литературе на этот счет имеются самые противоречивые мнения. С одной стороны, имеются работы, в которых показано, что при ледообразовании сохраняется соотношение главных ионов, наблюдающееся в морской воде (Lewis, Thompson, 1950; Цуриков, 1976), с другой — соотношение изменяется (Савельев, 1963; Блинов, 1965). Так, Д. Льюис и Т. Томпсон (Lewis, Thompson, 1950) пришли к выводу об очень близких отношениях $\text{SO}_4^{2-}/\text{Cl}^-$ во льду (0,1397—0,1432) и в морской воде (0,1384—0,1400). Результаты экспериментов В. Л. Цурикова (1976) подтверждают эту точку зрения: ионы Na^+ , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} и HCO_3^- включаются в лед в тех же соотношениях, в которых встречаются в морской воде. Исключение составляет Ca^{2+} , содержание которого было значительно выше, чем других ионов. Напротив, Б. А. Савельев (1963) и Л. К. Блинов (1965) показали, что при образовании льда происходит избирательное высаливание. На примере $\text{SO}_4^{2-}/\text{Cl}^-$ они установили, что в самых нижних, т. е. недавно образовавшихся слоях льда, их соотношение изменяется от 0,094 до 0,474 и отличается от соотношения в морской воде (0,140). Не давая критического анализа полученных этими авторами результатов, следует отметить различия в условиях экспериментов, что, возможно, было одной из причин выявленных противоречий. Кроме того, в своих опытах с искусственными льдами они рассматривали их структуру как однородную среду. Природные и, в частности, многолетние льды, как видно, неоднородны по составу.

Начиная с опытов В. Рингера по вымораживанию морской воды (Ringer, 1906), известно, что во льду основные солеобразующие ионы входят в жидкую фазу в виде ионной, растворенной формы и в виде твердых кристаллогидратов солей. Соотношение между ними определя-

ется температурой: соль находится в растворенной форме до тех пор, пока не достигнет так называемой температуры эвтектики (точки эвтектики), после чего начинает выпадать в твердую кристаллическую форму. Важно отметить, что при достижении эвтектической температуры в твердую фазу выпадает не вся соль, находящаяся в данный момент в рассоле, а только ее часть. В табл. 3 представлены значения эвтектических температур основных солей, формирующих солевой состав льда.

Таблица 3

Эвтектические температуры, при которых соли переходят из растворенной формы в твердую фазу

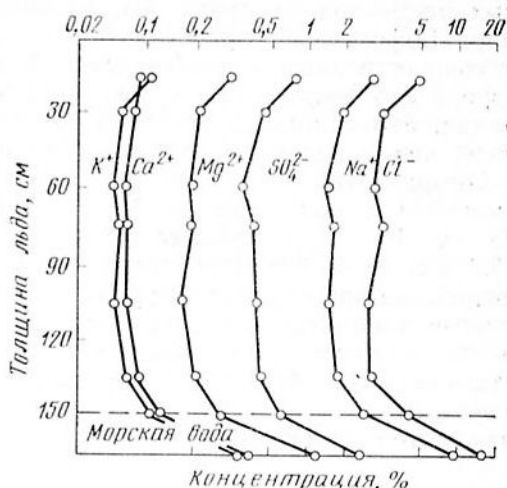
Соль	Температура, °C	Автор
CaCO ₃	Точка замерзания морской воды	Ringer (1906)
Na ₂ SO ₄	—7,6	Савельев (1963)
CaSO ₄	—15,0	Цуриков (1976)
NaCl	—22,6	»
KCl	—34,2	»
MgCl ₂	—36,0	Nelson, Thompson (1954)
CaCl ₂	—54,0	»

Если учесть, что лед даже в самое холодное время года не охлаждается ниже минус 24—минус 30°C (Яковлев, 1962; Гайцхоки, Спицын, 1970; Untersteiner, 1964), то, исходя из данных табл. 3, можно сделать вывод, что в твердую фазу будут переходить только CaCO₃, Na₂SO₄, CaSO₄ и NaCl, а такие соли, как KCl, MgCl₂ и CaCl₂, будут всегда оставаться в растворенной форме. Последнее замечание свидетельствует о том, что даже при самых низких температурах, наблюдаемых в АБ, во льду сохраняется часть жидкой фазы, о чем уже было замечено. Кроме того, если учесть, что самая низкая температура наблюдается лишь в верхнем слое льда, а в нижнем не опускается ниже минус 2—минус 6°C, то в последнем значений температуры эвтектики будет достигать только CaCO₃. Остальные соли будут оставаться в растворенной форме. Таким образом, априори можно ожидать сохранение солевого состава и соотношений главных ионов, близких к таковым в морской воде, только в пределах нижнего слоя многолетнего льда. Останемся на этом предположении более подробно.

Как было установлено (см. 3.2.2), важной особенностью поведения жидкой фазы является существование двустороннего потока жидкостей в каналах стока, охватывающих всю структуру нижнего слоя (Eide, Martin, 1975). Наличие осцилляций дает основание говорить о том, что в нижнем слое имеет место постоянный подток солей снизу в лед, и он, вероятно, способствует поддержанию солевого состава, близкого составу морской воды. Наблюдения К. Беннингтона (Bennington, 1962) подтверждают это предположение. Из рис. 17 следует, что содержание основных ионов K⁺, Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, SO₄²⁻ и Cl⁻ в толще 1,5-метрового льда и воды, из которой он образовался, сохраняется. Поскольку температура нижнего слоя не опускается ниже минус 2—минус 6°C, то здесь только CaCO₃ достигает точки эвтектики и выпадает в твердую фазу, способствуя накоплению, а следовательно, и повышению щелочности в сравнении со щелочностью морской воды (Ля-

хин, 1970; Jones et al., 1983). О накоплении карбонатных ионов в нижних слоях льда сообщали также другие авторы (Цуриков, 1976; Савельев, 1963; Блинов, 1965).

Рис. 17. Содержание компонентов солевого состава арктического морского льда и морской воды, из которой этот лед образовался (Bennington, 1962).



Таким образом, можно заключить, что для нижнего слоя наличие осцилляций и существование температурных условий, при которых все соли, за исключением CaCO_3 , не достигают точек эвтектики, в целом способствуют сохранению солевого состава и соотношений главных ионов, близких к таковым в подстилающей лед морской воде.

Аналогичных данных для среднего и верхнего слоев льда в литературе нет, однако из общих представлений о поведении жидкой фазы во льду (Цуриков, 1976) можно предположить, что их состав будет отличаться от состава нижнего слоя и, соответственно, от состава воды. Напомним, что выпадение солей в твердую фазу при достижении эвтектических температур возможно только зимой, когда охлаждение охватывает всю толщу льда, и особенно его верхние горизонты, где температура опускается до минус 24—минус 30°C. Когда такие соли, как Na_2SO_4 и CaSO_4 , достигают точек эвтектики, они начинают выкристаллизовываться, а другие (KCl , MgCl_2 , CaCl_2) остаются в рассоле в растворенной форме. Миграция рассоловых ячеек по межкристаллическим пространствам сверху вниз приведет к тому, что часть солей, не достигших точек эвтектики, с рассолом будет выводиться с данного горизонта вниз, а другая часть солей, выпавших в виде кристаллогидратов, останется здесь в твердой фазе. Так как компенсационного подтока солей, подобно осцилляциям в нижнем слое, здесь нет, то постепенное выведение одних солей и задержание других должно привести к нарушению солевого состава, а следовательно, к изменению соотношений главных ионов. Наблюдения В. Ридбурга и М. Спрингера-младшего (Reedburgh, Springer-Young, 1983) за изменением соотношения $\text{SO}_4^{2-}/\text{Cl}^-$ в природных морских арктических льдах подтверждают это предположение. Ими показано, что в сравнении с морской водой в многолетних льдах идет накопление сульфат-иона вследствие перехода его солей в твердую форму, что возможно только в верхнем слое, где сульфаты натрия и кальция достигают эвтектических температур.

Таким образом, соотношение главных ионов сохраняется только в нижнем слое (за исключением карбоната кальция), где имеет место двусторонний осцилляционный обмен между жидкой фазой льда и морской водой; в верхнем слое это соотношение нарушается вследствие выпадения в твердую фазу сульфатов кальция и натрия, достигающих точки эвтектики при зимнем охлаждении льда.

3.3.3. Биогенные элементы

В табл. 4 и 5 приведены значения средних концентраций биогенных элементов во льдах АБ, Канадского арктического архипелага и моря Бофорта. Из представленных данных следует, что качественные и количественные характеристики Si и P сильно различаются. Характерной особенностью содержания Si и P является то, что их концентрации, измеренные во льдах всех возрастных групп, ниже таковых в воде, как в целом за год для слоя 0—25 (50) м, так и в сравнении с О-горизонтом (см. табл. 4). Также как и для солености, отмечено уменьшение концентрации биогенов с увеличением возраста льда: от 28 мкг P · л⁻¹ и 120 мкг Si · л⁻¹ у молодых до 13,3 мкг P · л⁻¹ и 35,7 мкг Si · л⁻¹ у многолетнего льда. Данные убедительно показывают, что во время роста льда (молодые → однолетние → многолетние) биогенные элементы не накапливаются, а выводятся из его толщи, что может служить доказательством справедливости предположения, высказанного Н. Мегуро с сотрудниками (Meguro et al., 1967), о выведении биогенов вместе с мигрирующим рассолом при ледообразовании, которое они наблюдали в районе мыса Барроу на Аляске в 1964 г.

Таблица 4

Средние значения концентраций Si и P в различных типах арктических льдов (C_L) и в воде подо льдом (C_B) (по наблюдениям на СП-23 в 1977—1978 гг. и на СП-22 в 1980—1981 гг.) (Мельников и др., 1985)

Объект наблюдений	P, мкг · л ⁻¹	Si, мкг · л ⁻¹	Si : P	$C_L : C_B$	
				P	Si
Молодой лед	$\bar{x}=28,0$	$\bar{x}=120$			
	$n=11$	$n=11$	4 : 1	0,75	0,34
	$\sigma=6,8$	$\sigma=47$			
Однолетний лед	$\bar{x}=20,2$	$\bar{x}=84$			
	$n=33$	$n=33$	4 : 1	0,54	0,24
	$\sigma=14,7$	$\sigma=61$			
Многолетний лед	$\bar{x}=13,3$	$\bar{x}=35,7$			
	$n=55$	$n=55$	2 : 1	0,41	0,10
	$\sigma=7,5$	$\sigma=25,0$			
Вода, 0 м	$\bar{x}=31$	$\bar{x}=370$			
	$n=33$	$n=33$	13 : 1	—	—
	$\sigma=9$	$\sigma=85$			
Вода, 0—25 (50) м	$\bar{x}=21$	$\bar{x}=340$			
	$n=40$	$n=40$	16 : 1	—	—
	$\sigma=6,8$	$\sigma=77$			

Таблица 5

Содержание Si, N и P ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в однолетних льдах
Канадского арктического архипелага и моря Бофорта

Биогены	I	II	III	IV
Si— SO_3	$\bar{x}=21,3$	$\bar{x}=56$	$x=588$	$x=616$
	$\sigma=1,68$	$\sigma=7,0$	$n=4$	$\sigma=33$
	$n=24$	$n=33$	—	$n=22$
N— NO_3	$\bar{x}=35$	$\bar{x}=35$	$x=52,5$	$x=178$
	$\sigma=1,5$	$\sigma=4,1$	$n=4$	$\sigma=42$
	$n=25$	$n=33$	—	$n=22$
P— PO_4	$\bar{x}=4,03$	$\bar{x}=8,7$	$x=23,3$	$x=73,2$
	$\sigma=0,31$	$\sigma=0,9$	$n=4$	$\sigma=65$
	$n=24$	$n=33$	—	$n=22$
S:N:P	5:9:1	6:4:1	25:2:1	8:2:1

Примечания:

I — проливы Барроу и Аустина, май 1974 г.

II — пролив Робсона, май 1975 г.

III — залив Стефансона, май 1979 г.

IV — береговой лед у о-ва Нарвал, апрель-июнь 1980 г.

Dunbar, Acreman, 1980

Horner, Schrader, 1982

Соотношение Si:P=16:1 для слоя 0—25 (50) м и 13:1 для О-горизонта (см. табл. 4) близко к соотношению Si:N:P=15:6:1, которое приводят С. В. Бруевич и В. Н. Иваненков (1971) в среднем для вод СЛО, поэтому его можно использовать как фоновый уровень для оценки такового во льдах. В последних доля Si уменьшается в большей степени, чем P, и отсюда Si:P во всех его типах 3:1 (многолетние), 4:1 (однолетние и молодые) значительно отличаются от отношения в воде. Такое резкое различие, например, между многолетним льдом и водой, вероятно, связано с высоким потреблением Si диатомовыми водорослями, доминирующими в ледовом сообществе в большей степени, чем в планктонном (Беляева, 1980). Что касается однолетних льдов, не прошедших летней стадии сукцессии сообществ, то соотношения Si:P, которые в них наблюдаются 3 (4):1 в центральной части СЛО (см. табл. 4), 5 (6):1 в Канадской Арктике и 8(25):1 на мелководье моря Бофорта (см. табл. 5), трудно объяснить. Возможно, что «...включение в лед питательных солей... происходит по еще неизвестным нам законам» (Цуриков, 1980: с. 124). Нельзя не согласиться с мнением специалиста в области изучения жидкой фазы во льду, тем более что мы уверены в отсутствии биологического потребления Si зимой, когда формируются однолетние льды. Вероятно, немаловажную роль здесь играют факторы, определяющие ледообразование, а также начальный уровень концентраций биогенных элементов в воде. Так, на шельфе моря Бофорта, где наблюдаются высокие концентрации Si в воде, достигающие значений $700 \text{ мкг Si} \cdot \text{л}^{-1}$ (Horner, Schrader, 1982), образующийся здесь за зиму лед также богат

этим элементом ($\bar{x}=588 \text{ мкг Si} \cdot \text{л}^{-1}$), поэтому $\text{Si}:\text{P}=25:1$ значительно выше соотношений, приводимых в табл. 4 и 5, а также среднего соотношения 16:1 для вод СЛО (Бруевич, Иваненков, 1971).

Отношение концентраций во льду ($C_{\text{л}}$) и в воде ($C_{\text{в}}$) для Р составляет: 0,76 в молодом, 0,54 в однолетнем и 0,41 в многолетнем льду.

Для Si отношение $C_{\text{л}}:C_{\text{в}}$ равно 0,33; 0,23 и 0,10 соответственно. Все найденные соотношения меньше 1, что особенно заметно для Si. Поскольку накопление органического вещества, содержание которого в многолетнем льду, как будет показано ниже, сопоставимо с содержанием в высокопродуктивных водах Мирового океана, идет вследствие фотосинтеза ледовой флоры, то такого запаса биогенов (Р — в 2—3, а Si — в 9—10 раз меньше, чем в воде) явно недостаточно. Отсюда можно предположить, что, если собственный запас Р и Si в многолетнем льду невелик, то для поддержания высокой продукции органического вещества требуется подвод биогенов в его толщу. С точки зрения автора, основной подвод биогенов в нижний слой льда осуществляется из воды и идет двумя путями: 1) по каналам стока в результате действия осцилляционного потока жидкой фазы; 2) по капиллярам в результате диффузионного процесса и осмоса. О возможности поступления биогенов последним путем предполагали и другие авторы (Mergaro et al., 1967; Clasby et al, 1976).

3.3.4. Органическое вещество

Все многообразие измеренных величин показано на рис. 18. Оба показателя морской воды и снега меньше характеристик многолетнего льда. Особенно велико различие со снегом, достигающее двух порядков, что даёт основание уверенно пренебречь этим поступлением органики в биотоп. Особенно заметно превышение по взвешенному органическому веществу. Данные убедительно показывают, что многолетний лед является мощным носителем органики в сравнении с водой. Средние значения концентраций взвешенного и растворенного органического углерода в целом для толщи многолетнего льда в зимнее и летнее время приведены в табл. 6; для сравнения даны аналогичные значения для молодого и однолетнего льда, а также для воды с О-горизонта (отношения концентраций во льду ($C_{\text{л}}$) и в воде ($C_{\text{в}}$) даются с учетом сезона).

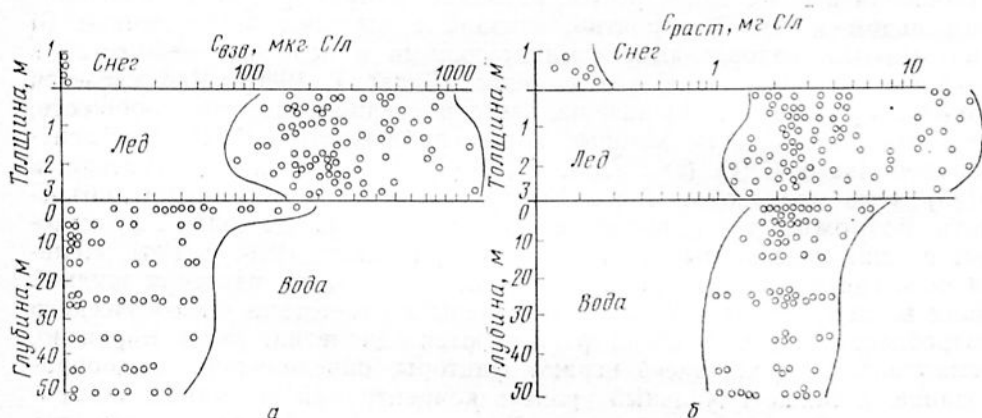


Рис. 18. Взвешенный ($C_{\text{взв}}$) (а) и растворенный ($C_{\text{раст}}$) (б) органический углерод в снежно-ледяном покрове и морской воде СЛО (СП-22, 23 и 24 в 1975—1981 гг.; Мельников, Павлов, 1978; Мельников и др., 1985).

Таблица 6

Средние значения концентраций растворенного ($C_{\text{раст}}$) и взвешенного ($C_{\text{взв}}$) органического углерода в различных типах морских арктических льдов ($C_{\text{л}}$) и в воде подо льдом ($C_{\text{в}}$)
(по данным наблюдений на СП-23 в 1977—1978 гг. и на СП-22 в 1980—1981 гг.)

Объект наблюдений	Сезон	$C_{\text{взв}}$ мкг С · л ⁻¹	$C_{\text{раст}}$ мкг С · л ⁻¹	$C_{\text{л}} : C_{\text{в}}$	
				$C_{\text{раст}}$	$C_{\text{взв}}$
Молодой лед		$\bar{x} = 84,4$	$\bar{x} = 2,38$	2,9	0,7
		$\sigma = 48,8$	$\sigma = 0,98$		
		$n = 11$	$n = 11$		
Однолетний лед		$\bar{x} = 92,0$	$\bar{x} = 3,27$	3,1	0,9
		$\sigma = 53,4$	$\sigma = 1,87$		
		$n = 42$	$n = 47$		
Многолетний лед	зима	$\bar{x} = 226$	$\bar{x} = 4,37$	7,8	1,3
		$\sigma = 85,2$	$\sigma = 4,2$		
		$n = 37$	$n = 45$		
	лето	$\bar{x} = 427$	$\bar{x} = 5,5$	5,5	1,8
		$\sigma = 295$	$\sigma = 4,8$		
		$n = 37$	$n = 36$		
Вода	зима	$\bar{x} = 29,1$	$\bar{x} = 3,46$	—	—
		$\sigma = 21,8$	$\sigma = 1,85$		
		$n = 10$	$n = 7$		
	лето	$\bar{x} = 78$	$\bar{x} = 3,01$	—	—
		$\sigma = 77$	$\sigma = 0,83$		
		$n = 16$	$n = 16$		

Средние концентрации взвешенного органического углерода в молодых ($84,4 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$) и в однолетних ($92,0 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$) льдах различаются незначительно. Из соотношений $C_{\text{л}} : C_{\text{в}}$ следует, что у этих льдов происходит накопление $C_{\text{взв}}$: и у молодых, и у однолетних их концентрации в три раза превышают содержание в воде. Так как их формирование идет зимой, когда фотосинтез отсутствует, то накопление органической взвеси за счет этого процесса исключается. Вероятно, наличие двустороннего осцилляционного обмена между морской водой и жидкой фазой льда способствует постоянному подводу частиц органического детрита, которые механически удерживаются между растущими кристаллами и тем самым накапливаются во льду в больших количествах, чем их содержится в воде. О возможности накопления и удержания клеток механическим путем в момент формирования льда сообщали и другие авторы (Буйницкий, 1973; Цуриков, 1980; Meguro et al., 1967). Растворенная фракция органического

вещества в молодых и однолетних льдах не концентрируется: отношение $C_{\text{л}}:C_{\text{в}}$ для $C_{\text{раст}}$ в обоих случаях меньше 1 (см. табл. 6). По-видимому, при ледообразовании часть растворенного органического вещества выходит по каналам стока вместе с рассолом в воду. На данной стадии развития льда (зимой) накопление органического вещества, как взвешенного, так и растворенного, происходит только вследствие механического удержания веществ, но не за счет биологических процессов.

Средние концентрации взвешенного органического углерода многолетнего льда в несколько раз превышают концентрации в морской воде и в молодых и однолетних льдах. Их значения сравнимы с таковыми во взвеси высокопродуктивных районов апвеллингов: 68—864 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$ у юго-западного побережья Африки (Hobson, 1971) и 100—820 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$ в районе Перуанского апвеллинга (Menzel, 1967). Следует при этом заметить, что в районах апвеллингов такая концентрация взвешенного органического углерода распространяется на слой 0—25 (30) м, а в СЛО сосредоточена в толще многолетнего льда мощностью 2—3 м.

Самые высокие концентрации растворенного органического углерода также отмечены для многолетнего льда: средние значения 4,37 $\text{мг С} \cdot \text{л}^{-1}$ зимой и 5,50 $\text{мг С} \cdot \text{л}^{-1}$ — летом превышают среднюю концентрацию 1,5—1,6 $\text{мг С} \cdot \text{л}^{-1}$ для вод Мирового океана. Концентрация растворенного органического углерода в молодых и однолетних льдах приблизительно одинаковая и сходна с таковой в морской воде на О-горизонте в зимнее время, когда идет их образование. Соотношения $C_{\text{л}}:C_{\text{в}}$ для $C_{\text{взв}}$ и $C_{\text{раст}}$ во всех возрастных группах льдов (см. табл. 6) противоположны соотношениям $C_{\text{л}}:C_{\text{в}}$ для Si и P (см. табл. 4). Различие особенно заметно в многолетнем льду летом: минимальным концентрациям биогенных элементов соответствуют максимальные концентрации растворенного и взвешенного органического вещества. Если по $C_{\text{взв}}$ и $C_{\text{раст}}$ превышение во льду по отношению к содержанию в воде составляет 5,5 и 1,8 раз, то по биогенам — 0,33 и 0,10. Важно отметить, что по содержанию органического вещества многолетний лед можно рассматривать как высокопродуктивную систему. Принимая во внимание, что они занимают около 80% площади АБ, важно оценить запас этих веществ во всем объеме этих льдов. По данным В. С. Назарова (1963), он составляет в момент максимального развития (в марте) 25,5 тыс. км^3 и 11,5 тыс. км^3 — при минимальном (в сентябре). Среднее содержание растворенного и взвешенного органического углерода в АБ взято из табл. 6 (среднее за год). Расчеты показывают, что запас $C_{\text{взв}}$ составляет 8,3 млн. т (весной) и 3,7 млн. т (осенью), а $C_{\text{раст}}$ — 124,9 млн. т и 56,4 млн. т соответственно. Учитывая, что ежегодно около 10% многолетних льдов выносятся из АБ в район Северной Атлантики (Зубов, 1945), то после их таяния в бореальные воды в этом районе поступает $C_{\text{взв}}$ около 0,4—0,8 млн. т, а $C_{\text{раст}}$ — около 5,6—12,5 млн. т. В свете представленных данных следует, несомненно, учитывать вклад органического вещества льдов в общий баланс веществ данного района.

3.3.5. Микроэлементы

В настоящее время под микроэлементами в морской химии понимают растворенные в воде металлы, концентрация которых оценивается ниже 1 $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Алекин, 1976). Вместе с главными солеобразующимися ионами K, Na, Ca, Mg, Cl, SO_4 , CO_3 и биогенными элементами Si, N и P микроэлементы — такие как Cd, Cu, Fe, Ni, Co,

Mn, Zn и др.—циркулируют в продукционно-деструкционных процессах в экосистеме, входят в состав ферментативных и пигментных систем животных и растений, крови и гормонов. Известно об избирательном накоплении микроэлементов различными морскими организмами: Cu у моллюсков, Wa у асцидий, Sr у радиолярий, J и Al у водорослей и др. Селективно накапливая «свой» элемент, организмы концентрируют их в количествах, многократно превышающих содержание в воде.

Несомненно, что микроэлементы играют важную роль в продукционно-деструкционных процессах, происходящих в экосистеме морского льда, в котором накопление органики вследствие фотосинтеза ледовой флоры достигает колоссальных размеров.

Судить о вероятном нахождении микроэлементов во льду можно, исходя из данных об их содержании в морской воде и из предположения, что при ледообразовании они включаются в кристаллическую структуру в тех же соотношениях, что и растворенное органическое вещество. Основанием для принятия последнего являются факты образований стабильных биоконплексов между металлами и органическими соединениями белковой природы (Христофорова и др., 1976).

Для расчета вероятных концентраций микроэлементов во льду можно воспользоваться данными о их содержании в водах Евразийского суббассейна, которые были получены во время шведской экспедиции «YMER-80» (Danielsson, Westerlund, 1981). В связи с тем, что ледообразование связано с поверхностной арктической водной массой, для расчета концентраций микроэлементов можно взять значения, полученные для О-горизонта: 0,11 мкг Cd · л⁻¹; 0,12 мкг Cu · л⁻¹; 0,50 мкг Fe · л⁻¹; 0,20 мкг Ni · л⁻¹ и 0,05 мкг Zn · л⁻¹. При формировании молодых, однолетних и многолетних льдов коэффициенты накопления микроэлементов, вероятно, сравнимы с таковыми растворенного органического углерода (см. табл. 6): 0,7; 0,9; 1,3 и 1,8 соответственно. Ниже, в табл. 7, приводятся расчетные значения концентраций микроэлементов различных возрастных групп льдов.

Таблица 7

Концентрация микроэлементов в молодых, однолетних и многолетних морских арктических льдах

Лед	Микроэлементы, мкг · л ⁻¹				
	Cd	Cu	Fe	Ni	Zn
Молодой	0,08	0,08	0,35	0,14	0,04
Однолетний	0,10	0,11	0,45	0,18	0,05
Многолетний					
зима	0,14	0,16	0,65	0,25	0,07
лето	0,20	0,22	0,90	0,36	0,09

Значения для первых двух возрастных групп отражают вероятный уровень концентраций микроэлементов, связанный с механическим накоплением металлов, подобно тому, как включаются в лед биогенные элементы и растворенное органическое вещество. Об их накоплении в многолетнем льду можно заметить, что вследствие работы диффузионно-осмотического насоса в нижнем слое, когда фотосинтезирует ледовая флора, накопление микроэлементов может быть значительно боль-

шим приведенного выше, поскольку для диатомовых водорослей, доминирующих в составе ледовой флоры, характерно высокое концентрирование металлов относительно их содержания в воде.

3.3.6. Изотопы воды

Во всех предыдущих разделах вода и лед рассматривались как жидкая и твердая фазы H_2O безразлично от ее изотопного состава. Однако, как известно (Бродский, 1957), природная вода — многокомпонентная смесь, состоящая из комбинаций двух стабильных изотопов водорода (протия — H и дейтерия — D) и трех стабильных изотопов кислорода (O^{16} , O^{17} , O^{18}): всего — девять комбинаций. Вследствие различий физико-химических свойств у молекул в природных условиях при фазовых переходах вода — лед и лед — вода имеет место фракционирование компонентов по молекулярным весам, а следовательно, увеличение или уменьшение их содержания в твердой или жидкой фазах H_2O (Бродский и др., 1939; Тейс, Флоренский, 1940; Тейс, 1946; Sandström, 1951; O'Neil, 1968 и др.). Таким образом, при образовании льда как из пресной, так и из морской воды идет обогащение твердой фазы тяжелыми изотопами. Хотя обогащение морского льда по сравнению с морской водой незначительно и, по данным О'нейла (O'Neil, 1968), составляет около 2%, вместе с тем можно ожидать, что при неоднократном повторении процессов ледотаяния и ледообразования в такой системе, как арктический многолетний лед, имеющий многослойную кристаллическую структуру, обогащение тяжелыми изотопами может быть более высоким.

Наблюдений такого рода в СЛО не проводилось, поэтому отсутствие сведений по этому вопросу стимулировало проведение данной части исследования. Кроме того, необходимость выполнения такого анализа диктовалась существованием изотопных эффектов на разнообразные биологические системы (Лобышев, Калинин, 1978). Их суть состоит в том, что при замене протиевой воды на тяжелую (в зависимости от степени замены) происходит изменение водородных, солевых и гидрофобных связей, определяющих вторичную, третичную и четвертичную структуры биополимеров. В частности известно, что одним из характерных изотопных эффектов D_2O является повышение теплоустойчивости клеток. Кроме того, особый интерес представляет недавно обнаруженный эффект активирования ферментативной системы микроорганизмов следовыми концентрациями дейтерия, сравнимыми с его концентрациями в природной воде. Если существуют изотопные эффекты D_2O на биологические системы, то нельзя ли рассматривать тяжелую воду как один из лимитирующих факторов первичной продукции подобно биогенным элементам? Для данного исследования этот вопрос представляет особый интерес.

Дело в том, что еще в 30-х годах обсуждались причины, обуславливающие бурное развитие водорослей вдоль кромки льдов (Зубов, 1935; Усачев, 1938; Шишов, 1937; Богоров, 1938). Среди гипотез для объяснения этого феномена была гипотеза об активизирующем влиянии малых вариаций изотопного состава природных вод. Ее происхождение восходит к 1933 г., когда Т. Банесом впервые было показано, что четырехкратное увеличение концентрации дейтерия относительно среднего содержания в природной воде, примерно равного 0,015%, оказывает значительное влияние на развитие ряда низших водорослей (Barnes, 1933). Для того, чтобы попытаться ответить на вопросы, связанные с этим феноменом, необходимо прежде всего выяснить особенности фракционирования изотопов воды в снежно-ледяном покрове на

всех стадиях его развития. Следует подчеркнуть, что в настоящем исследовании не ставились цели специального и многопланового изучения изотопных эффектов D_2O на биологические компоненты экосистемы льда, поскольку эта интересная работа требует проведения трудных экспериментальных наблюдений по различным экологическим направлениям, поэтому пришлось остановиться пока на установлении самого факта фракционирования изотопов, ибо пройти мимо этого явления, не сказав о его существовании и особенностях проявления в СЛО, нельзя.

Работа была выполнена на СП-23 летом 1977 г. и весной 1978 г. (Лобышев и др., 1984; Мельников, Лобышев, 1985). Из-за методических трудностей не удалось непосредственно измерять концентрацию дейтерия, поэтому трассером был выбран ^{18}O . Выбор последнего определялся, во-первых, возможностью работы с фиксированными образцами в стационарных условиях и, во-вторых, тем, что между концентрациями D и ^{18}O существует линейная корреляция, называемая линией Крейга (Craig, 1961), которая дает возможность переходить от данных по ^{18}O к D_2O .

Значения концентраций ^{18}O в различных элементах ледового покрова приведены в табл. 8. Содержание ^{18}O выражено в единицах промилле от международного стандарта SMOW. Отклонение от нуля в сторону отрицательных значений означает «облегчение» H_2O , т. е. уменьшение содержания ^{18}O (или D_2O), а в сторону положительных значений — «утяжеление» воды.

Как видно, ^{18}O распределен неравномерно среди компонентов и интересно то, что по содержанию самыми «легкими» оказываются снег и морская вода, т. е. две субстанции, между которыми расположен лед. Утяжеление воды в июле происходит за счет смешения с поступающими под лед талыми «тяжелыми» водами сверху. Затем идет выравнивание концентраций до -6‰ и новое утяжеление происходит, вероятно, вследствие фракционирования изотопов при ледообразовании зимой.

Таблица 8

Среднее содержание ^{18}O (в ‰ SMOW) в водах и льдах АБ
(по данным наблюдений на СП-23 в 1977—1978 гг.)

Элемент снежно-ледяного покрова	Месяц				
	VI	VII	VIII	X	IV
Снег	—16,7	—12,4	—	—	—33,3
Талая вода	—	1,8	—	—	—
Лед	—3,3	—2,6	—2,2	—1,2	—2,4
Морская вода	—6,0	—3,1	—5,7	—6,6	—4,8

Во льду содержание ^{18}O в 1,8—5,5 раз выше его средних значений в морской воде. Минимальные различия приходятся на июнь-июль (начало ледотаяния), а максимальные — на октябрь (начало ледообразования). Таким образом, летом во льду (в целом для всей толщи) происходит накопление тяжелой компоненты: от $-3,3\text{‰}$ в июле до $-1,2\text{‰}$ в октябре.

Талая вода, образующаяся в результате таяния верхних слоев ледового покрова, тяжелее, чем лед (1,8 и $-2,6\text{‰}$ у талой воды и льда соответственно).

Минимальное содержание ^{18}O отмечено для снега: относительные величины в 3—7 раз отличаются от соответствующих значений в морском льду, что можно объяснить их различным происхождением. Первый из них — снег — образуется из водяных паров (сублимационный лед), второй — из морской воды (конжеляционный лед). Как показали исследования (Бродский, 1957; Селицкий, Ферронский, 1975), водяные пары содержат меньше тяжелых изотопов, чем речные, озерные или океанские воды, поэтому снег, образующийся из водяных паров в атмосфере, также будет «облегчен» по сравнению с природными водами. Следует отметить, что снег, накапливающийся за зиму на поверхности дрейфующих льдов, вероятно, не вносит существенных изменений в изотопный состав льда. Во-первых, потому что мощность снежного покрова невелика по сравнению с мощностью многолетнего льда и стаиваемого летом верхнего слоя. И, во-вторых, весной, когда количество падающей солнечной радиации возрастает, растает абляция снежного покрова и к моменту образования талой воды на поверхности льда (в июле) снег уже полностью исчезает.

Во время таяния и образования льда в его толще также происходит разделение изотопов вод вследствие объемного таяния или замерзания твердой фазы и миграции рассоловых ячеек по каналам стока. Так как морской лед контактирует с двумя различными по теплоемкости средами и в течение года находится в поле температурного градиента, процесс фракционирования изотопов в его толще можно сравнить с процессом разделения нефти на компоненты в ректификационной колонне: в обоих случаях питание «рабочей смесью» (морской водой — у льда, а нефтью — у колонны) происходит снизу вверх и смесь движется из зоны высокой в зону низкой температуры. Разделение на компоненты идет из-за различий в упругости паров (точек плавления) у ее составляющих.

На рис. 19 показано летнее и зимнее распределение концентрации ^{18}O в толще многолетнего льда. Все кривые сведены к одному уровню в соответствии с данными стаивания и нарастания льда, приведенными ранее (Мельников, 1979).

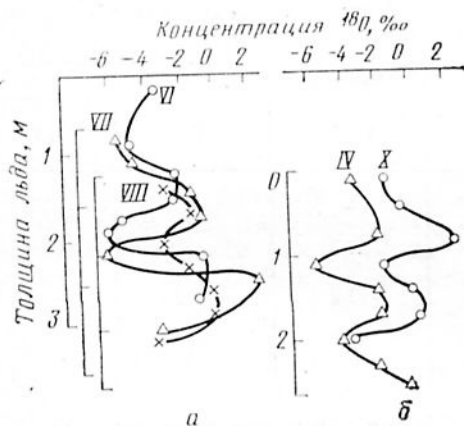


Рис. 19. Распределение ^{18}O в толще многолетнего льда (СП-23 в 1977—1978 гг.; Мельников, Лобышев, 1985): а — летнее распределение (июнь, июль, август); б — зимнее (октябрь, апрель)

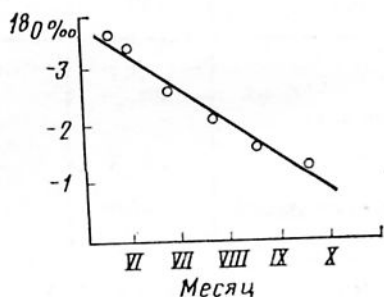


Рис. 20. Динамика средней концентрации ^{18}O в толще многолетнего льда (СП-23, 1977 г.; Мельников, Лобышев, 1985).

Как для летнего, так и для зимнего распределения характерна высокая корреляция между значениями концентрации ^{18}O на одних и тех же горизонтах. Выделяются три экстремума в вертикальном рас-

пределении величин, появление которых, вероятно, можно объяснить следующим образом. Если в среднем за год сверху стайвает, а снизу нарастает около 1 м льда, то при его среднеравновесной толщине (как в нашем случае) каждый экстремум будет соответствовать трем различным по возрасту и генезису льдам. Другими словами, каждый экстремум значений концентраций ^{18}O подобен годовому кольцу у деревьев и, исходя из аналогии с последними, по количеству экстремумов во льду можно судить о его возрасте. Формирование «годовых колец» — экстремумов, по-видимому, связано с неоднородностью кристаллической структуры льда. Так как многолетний лед (в нашем случае трехлетний) трижды проходил стадии ледотаяния и ледообразования, и поэтому представляет собой трехслойную систему, то в результате этих процессов в его кристаллической структуре возникает несовпадение вертикальных (оптических) осей у кристаллитов между слоями. Несовпадение осей, вероятно, приводит к несовмещению каналов стока, что затрудняет миграцию рассоловых ячеек по всей толще, а следовательно, к возникновению градиентных прослоек в ней. Такая изоляция может быть причиной того, что в пределах каждого слоя происходит независимое фракционирование, приводящее к формированию экстремумов концентрации ^{18}O . Следует отметить, что полной изоляции слоев друг от друга, вероятно, не существует и частичный обмен между ними имеет место, поскольку за лето наблюдается небольшое утяжеление всей толщи льда: от средних значений — 3,5% в июне до — 1,2% в октябре (рис. 20). Интересно отметить, что верхние горизонты как зимних, так и летних проб более «легкие», чем таковые нижних горизонтов.

Выводы

Исходя из материалов, представленных в данной главе о действии абиотических факторов и их влиянии на развитие биотопа льда, а также представлений об особенностях его физического строения и химического состава, можно заключить следующее.

Как физическая прослойка, разделяющая две различные по теплостойкости среды, — воздух атмосферы и воду океана, лед находится в градиентных условиях действующих на его поверхностях абиотических факторов. Температура на верхней, контактирующей с воздухом поверхности, изменяется в течение года довольно сильно, а на нижней поверхности льда, контактирующей с поверхностной арктической водной массой, почти не изменяется круглый год, оставаясь у точки замерзания морской воды. Падающая на верхнюю поверхность солнечная радиация сильно ослабляется при прохождении через ледяной покров, поэтому по отношению к свету можно выделить две зоны: светового насыщения (верхняя поверхность) и светового лимитирования (нижняя поверхность).

Как физико-химический субстрат, морской лед — гетерогенная система, включающая твердую и жидкую фазы. Форма и размеры кристаллов, как форма и размеры межкристаллических пространств, заполненных жидкой фазой, неодинаковы по толщине льда и изменяются при переходе от нижней поверхности к верхней в зависимости от сезона.

Зимой в нижнем слое доминируют образования в форме длинных пленок и каналов стока рассола, в среднем — в виде вытянутых капилляров и частично ячеек, а в верхнем — в основном в виде ячеек. Поперечные размеры межкристаллических пространств уменьшаются при переходе от нижнего слоя к верхнему. Эти образования, запол-

ненные жидкой фазой, находятся в поле температурного градиента, достигающего 20—30°C. Соответственно такому температурному распределению наблюдаются резкие различия в солености жидкой фазы: 30—35‰ в нижнем слое и более 100‰ в верхнем.

Летом при возрастании температуры стенки кристаллов, окружающие ячейки в верхнем слое, начинают таять, и объем последних увеличивается: они сливаются, образуя разнообразные по форме поры и каверны. Их размеры достигают нескольких сантиметров, т. е. увеличиваются в сравнении с зимними в сотни раз. При дальнейшем прогревании льда тепловой поток достигает среднего слоя и охватывает таяние твердой фазы вокруг капилляров, объем которых также увеличивается. Процесс внутриобъемного таяния охватывает главным образом верхний и средний слои. В результате таяния образующаяся талая вода разбавляет находящуюся в ячейках и капиллярах жидкую фазу и ее концентрация падает до значений, соответствующих пресным и солоноватым водам. Таяние, вероятно, мало затрагивает нижний слой, так как температура здесь меняется незначительно, и соленость в этом слое сохраняется около значений, характерных для морской воды.

По химическому составу лед сильно отличается от морской воды, из которой он образуется. Соотношение главных ионов (за исключением CaCO_3) сохраняется только в нижнем слое, где имеют место осцилляции потоков жидкой фазы между льдом и водой и где температура среды близка температуре морской воды, с которой происходит солевой обмен. В верхнем слое наблюдается выпадение сульфатов натрия и кальция, достигающих точек эвтектики, вследствие чего ионный состав нарушается. Содержание взвешенного и растворенного органического вещества соответственно в 6—8 и в 2 раза выше, чем в морской воде, а концентрация биогенных элементов (P и Si), напротив, значительно ниже, чем их содержание в воде подо льдом. Вероятный уровень концентрации микроэлементов сравним с таковым в морской воде; по изотопному составу лед сильно отличается: содержание O^{18} приблизительно в 2—6 раз выше его средних значений в воде, из которой он образуется.

Глава 4. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗА

Если в предыдущих разделах лед был представлен как сложный физико-химический комплекс, то в данной главе показан весь спектр видового состава флоры и фауны, биотопически с ним связанных. Оба царства рассматриваются отдельно, поскольку такой подход дает возможность более тонко вникнуть в структуру функционирующих сообществ; средствами качественного и количественного разнообразия флоры и фауны, особенностями их распределения показана таксономическая структура льда независимо от его биотопической структуры.

Поскольку морской лед является производным морской воды, то можно предполагать связь состава населяющих его организмов с составом фито- и зоопланктона, а там, где лед контактирует с дном мелководья, с составом микрофито- и микрзообентоса. В связи с этим в каждом разделе, помимо разбора видового состава ледовых организмов, дается краткая характеристика состава водных сообществ. На основе такого подхода делается попытка показать сходства и различия планктонной и ледовой флоры и фауны, их взаимовлияние на состав друг друга. Предпринимаемый анализ необходим для выделения в составе ледовых организмов автохтонных, криофильных видов.

4.1. Фитоценоз

4.1.1. Фитопланктон

Обзор видового состава сделан по литературным данным (Бондарчук, 1970; Виркетис, 1957; Забелина, 1946; Киселев, 1932; 1937; Усачев, 1931; 1946; 1961; Ширшов, 1936; Bursa, 1961; 1963; Gran, 1904 а, б; Horner, Schrader, 1982; Kawamura, 1967) и собственным материалам, полученным в канадском секторе АБ на СП-22 летом 1975 г. (Беляева, 1980).

Общее число видов фитопланктона насчитывает около 200 таксонов (см. Приложение, табл. 1). На долю основных таксономических групп приходится: Bacillariophyta — 163 вида или 81% общей численности; Dinophyta — соответственно 34 или 17%; Silicoflagellatae — 3 или 2%.

В диатомовом планктоне доли центрических и пеннатных водорослей приблизительно равны: 68 видов или 42% численности всех диатомей — у первых, и 95 видов или 58% численности — у вторых. У центрических доминируют виды родов *Chaetoceros*, *Coscinodiscus*, *Melosira*, *Rhizosolenia* и *Thalassiosira*, а у пеннатных *Flagilaria*, *Navicula* и *Nitzschia*.

У флагеллят доминируют виды родов *Protoperidinium* и *Ceratium*. Доля других таксономических групп — *Silicoflagellatae* — мала.

Все авторы отмечают высокое доминирование диатомовых в фитопланктоне АБ. Число идентифицированных видов приблизительно одинаковое. П. И. Усачев (1946) определил в сборах с л/п «Седов» в 1938—1939 гг. 47 видов диатомовых, среди которых на долю центрических приходилось 29 видов и на долю пеннатных 18 видов, далее соответственно: Усачев (1961), СП-1 — 61 вид (24 и 37); Kawamura (1967) ARLIS-II — 51 вид (20 и 31); Беляева (1980), СП-22 — 52 вида (23 и 29). Сборы Ф. Нансена очень бедны: в семи планктонных пробах было найдено только шесть видов диатомовых (Gran, 1904). Аналогичное замечание касается проб, собранных на дрейфующей станции СП-4 в 1954 г.: в шести планктонных сборах обнаружено только 9 видов диатомей (Виркетис, 1957). Причиной столь низкой численности видов фитопланктона у последних двух авторов является использование при планктонных сборах крупноячеистых сетей, пропускавших мелкие клетки.

Фитопланктон АМ качественно разнообразнее фитопланктона АБ: на долю первого приходится 257 видов или 94% численности всей флоры, а второго — 96 видов или 41% соответственно. Такое сильное различие (более чем вдвое) связано с влиянием на планктон мелководных морей микрофитобентоса, который по видовому составу значительно богаче фитопланктона. По данным Л. Л. Бондарчук (1970), список бентосных диатомовых Белого моря насчитывает более 750 видов и форм, почти втрое превышает численность видов планктонной флоры всего СЛО.

Общими для фитопланктона АБ и АМ являются следующие виды.

1. У диатомовых водорослей:

Centrophyceae

Aulacosira granulata, *Chaetoceros atlanticus*, *C. borealis*, *C. brevis*, *C. compressus*, *C. concavicornis*, *C. convolutus*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. densus*, *C. diadema*, *C. fragilis*, *C. furcellatus*, *C. gracilis*, *C. karianus*, *C. mitra*, *C. socialis*, *C. wighamii*, *Coscinodiscus centralis*, *C. oculus-iris*, *C. radiatus*, *Melosira arctica*, *Rhizosolenia hebetata*, *R. styliformis*, *Thalassiosira bioculata*, *T. decipiens*, *T. gravida*, *T. hyalina*, *T. nordenskiöldii*.

Pennatophyceae

Cylindrotheca closterium, *Fragilaria islandica*, *Navicula septentrionalis*, *N. spicula*, *N. subinflata*, *N. transitans*, *N. trigonocephala*, *N. valida*, *Nitzschia cylindrus*, *N. delicatissima*, *N. frigida*, *N. grunowii*, *N. longissima*, *N. seriata*.

2. У динофитовых водорослей:

Ceratium arcticum, *Protoperidinium depressum*, *P. islandicum*, *P. monocanthum*, *P. ovatum*, *P. pallidum*, *P. pellicidum*.

Из 96 видов, встречаемых в АБ, только 9 видов (8 диатомей и одна силикофлагеллята) не отмечены в водах АМ, т. е. все найденные формы являются широко распространенными в аркто-бореальной области видами. Их отсутствие скорее следует отнести к еще недостаточной изученности арктического фитопланктона или методическим погрешностям сбора флоры, чем к эндемизму этих видов, поскольку все они известны для микрофитобентоса северных морей. Индекс сходства видового состава диатомовой микрофлоры АБ и АМ составляет 0,87, что говорит о высокой общности фитопланктона центральной части СЛО и его окраинных морей.

Как было показано (Зенкевич, 1933; Гурьянова, 1957), на формирование населения СЛО большое влияние оказывало проникновение атлантических и тихоокеанских видов. Хотя данное положение основано на зоогеографических построениях, у нас есть все основания полагать, что оно справедливо и в отношении распределения флоры: современный фитопланктон аркто-бореальной области представлен видами, широко распространенными в других фитогеографических областях. Основные различия проявляются на уровне видов. Г. И. Семина и В. М. Рыжов (1985) насчитывают около 30 эндемичных видов динофитовых и диатомовых водорослей. Из таксонов более высокого ранга встречен только один эндемичный род — *Bacterosira* (Gran). Эндемизм арктического фитопланктона близок к таковому антарктического (Semina, 1979). Несмотря на специфичность действующих здесь факторов среды (продолжительные периоды света и темноты, низкая температура воды, влияние распреснения), эндемизм флоры СЛО невысок: по числу родов на порядок и по количеству видов на два порядка ниже, чем в тропической фитогеографической области (Семина, 1974).

Обсуждая качественный состав фитопланктона СЛО, необходимо рассмотреть его с экологических позиций.

Как было показано ранее, движение поверхностной арктической водной массы в общих чертах совпадает с дрейфом льдов. Их общая направленность такова, что в некотором смысле можно судить о единстве вод АМ и АБ, а, следовательно, и предполагать влияние неритической флоры на океанический фитопланктон. Высокий индекс сходства (0,87) видового состава фитопланктона АБ и АМ говорит о вероятности такого влияния. П. И. Усачев (1961), анализируя планктонную флору (сборы П. П. Шишова на СП-1 в 1937—1938 гг. в АБ), показал, что из 68 идентифицированных им видов 35 принадлежат к типичным планктонным, а остальные — большей частью к бентосным формам. Здесь важно подчеркнуть, что почти половина идентифицированных видов океанического фитопланктона, обнаруженного у географического полюса, была представлена бентосными формами. Влияние микрофитобентоса на видовой состав фитопланктона северных морей отметили также другие авторы (Бондарчук, 1970; Киселев, 1932; Cleve, 1883; Horner, Schrader, 1982 и др.).

Преобладание диатомовых над другими отделами водорослей в фитопланктоне является самой характерной чертой видового состава фитопланктона СЛО. Роль диатомей возрастает при переходе от Баренцева (около 50% численности всех водорослей) к морю Лаптевых

(72%). В сборах в АБ во время дрейфа л/п «Седов» и СП-1 был выявлен также высокий процент диатомовых, который, по данным П. И. Усачева (1946), составлял 79—86% численности всех водорослей. О возрастании доминирования диатомовых водорослей над динофитовыми в АМ сообщали П. П. Ширшов (1936) и В. Г. Богоров (1939), которые объясняли этот факт тем, что динофитовые более светолюбивы, чем диатомовые. При возрастании общей ледовитости при переходе от Баренцева моря к Чукотскому количеству света, проходящего в воду, убывает, что, вероятно, и является причиной изменения видового состава фитопланктона в этом районе. В качестве доказательства П. П. Ширшов и В. Г. Богоров приводят факт появления динофитовых осенью после вскрытия ледового покрова, когда свет начинает интенсивно проникать в воду.

Другим важным фактором, несомненно, является распреснение. Талая вода, образующаяся от таяния снега и верхних слоев ледового покрова, стекает под лед и распресняет морскую воду (особенно в зоне контакта вода — лед). Этот феномен имеет место в основном в АБ, поверхность которого постоянно занята многолетними льдами. На шельфе АМ воды распресняются, помимо того, речным стоком. Отсюда следует, что водоросли, обитающие в самых верхних горизонтах поверхностной арктической водной массы, должны обладать высокой эврибионтностью по отношению к солености. Вполне возможно, что высокая изменчивость солености арктической поверхностной водной массы, и в особенности ее самого верхнего, контактирующего со льдом слоя, является причиной того, что в фитопланктоне СЛО одновременно существуют морские и солоноватоводные планктонные и бентосные формы — факт, на который обратили внимание уже первые исследователи арктической микрофлоры (Cleve, 1883; Cleve, Grunow, 1880; Gran, 1904).

В сезонном аспекте в развитии диатомового планктона АБ наблюдается следующая цикличность. Т. В. Беляева (1980) на примере пеннатных (*Fragilaria* spp., *Gomphonema kamtschaticum*, *Licmophora paradoxa* и *Nitzschia frigida*) и центрических диатомовых (*Melosira arctica*, *Thalassiosira* spp., *Chaetoceros* spp.) показала, что вначале доминируют первые, а затем вторые. По мнению А. Бурса (Bursa, 1961), появление в начале вегетации пеннатных, а затем центрических водорослей, вероятно, объясняется различием в их отношении к интенсивности ФАР. Он называет центрических «солнечной», а пеннатных — «теневой» флорой. Вполне возможно принять это предположение, тем более что проникновение света под лед в это время года сильно различается (Мельников, 1980). В середине июля (максимум развития пеннатных) на поверхности льда еще частично сохраняются снег и талая вода, задерживающие свет. В середине августа (максимум развития центрических) после полного стаивания снега и верхнего слоя льда последний становится тоньше, а следовательно, прозрачнее, что способствует большему проникновению света в воду.

Наблюдения на СП-22 летом 1975 г. не выявили изменений в общей численности динофитовых в планктоне (Беляева, 1980). А. Кавамура (Kawamura, 1967) на дрейфующей станции ARLIS-11 летом 1964 г. также не наблюдал никаких изменений численности динофитовых.

Сезонные изменения в видовом составе фитопланктона АМ в достаточной мере освещены в работах П. П. Ширшова (1936; 1937; 1938) и В. Г. Богорова (1938, 1941). Оба автора выделяют в развитии фитопланктона появление «весенних» и «летних» видов. К первым они относят 12 видов диатомовых: *Achnanthes taeniata*, *Entomoneis paludosa* var. *hyperborea*, *Melosira arctica*, *Navicula granii*, *Nitzschia frigida*, *N. delicatissima*, *N. grunovii*, *Fragilaria islandica*, *Porosira glacialis*,

Thalassiosira angusta-lineata, *T. gravis*, *T. bioculata*, а к летним — 7 видов диатомовых: *Chaetoceros atlanticus*, *C. borealis*, *C. compressus*, *C. convolutus*, *C. debilis*, *C. diadema*, *Eucampia zodiacus*. Среди форм «неопределенного» сезона для арктических морей П. П. Ширшов (1937) выделил следующие 6 видов диатомовых: *Chaetoceros karianus*, *Coscinodiscus oculus-iridis*, *Nitzschia seriata*, *Rhizosolenia hebetata* var. *hiemalis*, *R. styliformis*, *Thalassiosira nordenskiöldii*. Анализируя стадии сукцессии фитопланктона арктических морей, П. П. Ширшов (1937) обратил внимание на доминирование динофитовых водорослей в летнем планктоне. Он отметил пять видов — *Minuscula bipes*, *Prorocentrum achromaticum*, *P. crassipes*, *P. islandicum*, *P. pellicidum*, появление которых он связывал с разрежением ледового покрова, о чем говорилось выше.

Таким образом, фитопланктон СЛО представляет пеструю смесь планктонных и бентосных форм (в основном диатомовых водорослей), различающихся по происхождению, отношению к солености и свету. Одна из целей последующего раздела — определить степень сходства его состава с составом ледовых водорослей.

4.1.2. Ледовая флора

4.1.2.1. Криопелагическая флора

В настоящее время установлено, что морфологические черты подводного и надводного рельефов ледового покрова совпадают (Грищенко, 1980). Аналогично верхней поверхности льда его нижняя поверхность также состоит из элементов динамической зоны — торосов, подсовов, разделенных полями ровного и деформированного льда и пространствами открытой воды (трещинами, разводьями, полыньями). В свою очередь вся поверхность элементов подводного макрорельефа ледового покрова расчленена на более мелкие неровности: трещинки, углубления, каверны и другие образования.

Для выяснения особенностей распределения флоры на нижней поверхности льда было необходимо собрать пробы таким образом, чтобы они как можно полнее отражали контактный слой вода — лед. С этой целью использовали три разных орудия отбора проб: шприц (объем 2 л), батометр (10 л) и планктонный сачок с входным отверстием 40 · 20 см (планктонный газ № 38). Всего шприцем и батометром было собрано по 6 проб летом 1977 г. на СП-23 (3, 16 и 19 июня, 28 августа, 9 и 20 октября). Пробы отбирали также планктонным сачком на СП-23 (16 и 19 июня) и на СП-22 в июне 1980 г.

Во всех без исключения пробах, собранных шприцом (6 проб) или батометром (6 проб), несмотря на достаточно большой объем отбираемой пробы (2—3 л), флора оказалась настолько бедной, что не удалось провести репрезентативную оценку качественного и количественного состава водорослей. Лишь в одной пробе, взятой 19 июня, были зафиксированы редкие клетки *Navicula spicula*, *N. kariana* и *Gomphonema exiguum*. В остальных пробах отмечены единичные клетки диатомовых.

Напротив, пробы, собранные планктонным сачком, были качественно и количественно разнообразнее. В табл. 9 приводится список идентифицированных водорослей. Общая численность составила 21 вид, среди которых только один приходится на *Centricae* (*Thalassiosira* sp.), остальные — пennisные водоросли, причем все перечисленные виды — типично бентосные формы. Отмечено семь массовых видов диатомовых, которые по критерию Х. Грана и П. И. Усачева (Усачев, 1949;

Gran, 1904) можно отнести к криофильной флоре: *Fragilaria striatula*, *Gomphonema exiguum*, *Navicula directa*, *N. kariana*, *N. spicula*, *N. vanhoeffenii*, *Nitzschia* sp. Важно отметить, что для обеих проб доминанты и субдоминанты повторяются; различия в видовом составе приходится главным образом на редко встречающиеся виды.

Таблица 9

Диатомовая флора, обитающая среди кристаллов
на нижней поверхности льда

Таксон	СП-23 июнь 1977 г. 79°07' с. ш. 161°53' в. д.	СП-22 июнь 1980 г. 81°05' с. ш. 138°51' в. д.
<i>Diploneis litoralis</i>	+	+
<i>Fragilaria striatula</i>	+++	+++
<i>Gomphonema exiguum</i>	+++	+++
<i>G. groenlandicum</i>	++	+
<i>Gyrosigma arcticum</i>	+	+
<i>G. diaphanum</i>	+	+
<i>Navicula directa</i>	+++	+++
<i>N. forcipata</i>	+	—
<i>N. kariana</i>	+++	++
<i>N. sp. aff. gastrum</i>	+	+
<i>N. pinnata</i>	+	+
<i>N. spicula</i>	+++	+++
<i>N. valida</i>	+	+
<i>N. vanhoeffenii</i>	+++	+++
<i>Nitzschia fragilis</i>	++	—
<i>N. longissima</i>	+	—
<i>N. polaris</i>	++	+
<i>N. sp.</i>	+++	++
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	—
<i>Synedra kamtschaticum</i>	++	+
<i>Thalassiosira</i> sp.	+	+

Примечание. +++ — массовые виды; ++ — субдоминанты; + — редкие виды.

Чем можно объяснить столь сильное различие в видовом составе? По-видимому, прежде всего тем, что все пробы, взятые параллельно батометром и шприцем, отражают распределение флоры в тонком водном слое в непосредственной близости от поверхности льда (0—20 см). По сути дела, это планктонная флора, численность клеток которой в центральных районах СЛО довольно низка (Беляева, 1980;

Kawamura, 1967). Пробы же, отбираемые сачком, отражают население флоры на кристаллах, образующих плотный каркасный слой на нижней поверхности льда, т. е. отражают обитание флоры на твердом субстрате. Во время лова хаотично ориентированные кристаллы, обламываясь, полностью забивали сачок. Если учесть, что кристаллы собирались с площади 4—5 м² (при длине лова 10—12 м и размерах сачка 40 · 20 см), то площадь «активной» поверхности, на которой распределены клетки диатомовых, оказывалась выше при облове планктонным сачком, чем при отборе проб шприцем или батометром. Кроме того, двусторонняя площадь самих кристаллов значительно увеличивает эту активную поверхность селящихся на ней диатомовых.

На этом основании можно заключить, что на нижней поверхности льда диатомовые селятся главным образом на кристаллах (т. е. на твердом субстрате) и в значительно меньшей степени в воде, омывающей их поверхность. В пользу этого вывода может быть тот факт, что все выявленные виды (см. табл. 9) являются типично бентосными формами, широко встречающимися, например, в микрофитобентосе Белого моря (Бондарчук, 1970).

В литературе по микрофлоре полярных льдов имеются упоминания о фактах нахождения диатомовых водорослей в виде комков или сгустков, которые собирали с морской поверхности льдин, переворачивающихся в результате торошения ледового покрова или движения ледокола (Усачев, 1945; Gran, 1904). Прямых наблюдений за особенностями развития таких агрегаций в воде подо льдом до применения легководолазной техники не было. Первые результаты такого рода приводятся в работе (Мельников, 1980). Было установлено, что на нижней поверхности, помимо поселений среди кристаллов льда, диатомовая флора образует две формы скоплений бентического и планкто-бентического типа. Рассмотрим их в отдельности.

Бентический тип. Во время водолазных работ летом 1974 г. на СП-22 и летом 1977 г. на СП-23 удалось наблюдать и сфотографировать на нижней поверхности льда скопления диатомовых водорослей, образующие буквально заросли в виде шлейфов длиной до нескольких метров (рис. 21). Ранее В. Д. Грищенко (личное сообщение) наблюдал такие скопления под однолетними льдами на СП-18 в 1970 г. и на СП-22 в 1974 г. Здесь автор обсуждает экологию, морфологию и распространение скоплений по всем известным ему фактам, а видовой состав — по пробам, взятым из скоплений на СП-23 в июле 1977 г. (82° с. ш., 156° в. д.) и на СП-22 в июле 1980 г. (81° с. ш., 138° в. д.). В других случаях пробы не отбирались.

Скопления имели самые разнообразные формы, размеры и плотность. В одних случаях они образовывали заросли. В таких скоплениях слоевища были спрессованы у основания (в месте крепления на льду) в мощные, плотные массы и лишь на конце выделялись их отдельные длинные нити. В других — напротив, от места крепления они «росли» отдельными длинными плотными шлейфами (Мельников, Бондарчук, 1987).

В продольном разрезе (по оси роста) слоевище «соткано» из ряда параллельных вертикальных нитей, плотно прижатых друг к другу, которые «сшиты» рядом поперечных клеток, вследствие чего нити смыкаются и образуют плотные образования. В поперечном сечении слоевища имеют плоскую или цилиндрическую форму по всей их длине.

Список идентифицированных видов и процент встречаемости каждого вида в отдельности представлен в табл. 10. Во всех случаях массовой формой, составляющей основу скоплений, является *Melosira arctica*. Субдоминанты — *Chaetoceros karianus* и *Gomphonema exiguum*. Остальные виды (9 таксонов) составляют в сумме около 2—7%.

О доминировании *M. arctica* сообщали также П. И. Усачев и Х. Гран (Усачев, 1946; Gran, 1904), которые отмечали ее в скоплениях на переворачивающихся льдинах. Различие наблюдалось только в составе субдоминантов. Среди последних отмечены: *Fragilaria islandica*, *Navicula derasa*, *N. directa*, *Pinnularia quadratarea* var. *constricta*,

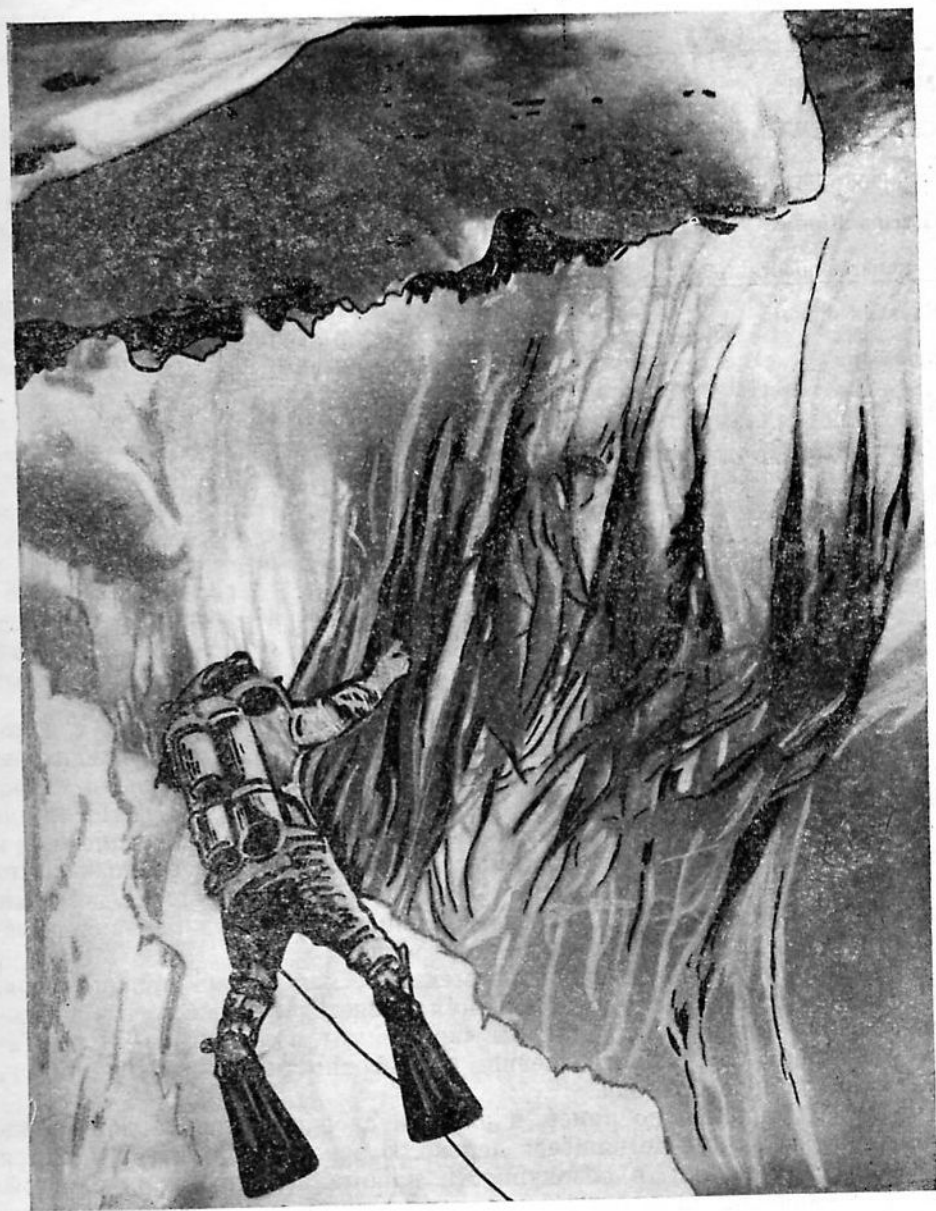


Рис. 21. Скопления диатомовых водорослей *Melosira arctica* на нижней поверхности арктического морского льда (фото Грищенко В. Д.).

Gomphonema exiguum. Кроме них, П. И. Усачев (1946) отметил еще 50 видов диатомей, а также 4 вида *Ciliata*, 2 — *Tintinnidae*.

Точно установить способ крепления одноклеточных колониальных диатомовых водорослей к поверхности льда пока не удалось.

Видовой состав и встречаемость водорослей в массовых скоплениях диатомовых на нижней поверхности арктического морского льда (Мельников, Бондарчук, 1987)

Вид	Встречаемость, %	
	СП-23, август 1977 г.	СП-22, июль 1980 г.
<i>Melosira arctica</i>	86,0	92,0
<i>Chaetoceros karianus</i>	11,0	—
<i>Gomphonema exiguum</i>	0,8	1,0
<i>G. septentrionale</i>	—	6,1
<i>Pinnularia quadratarea</i>	0,2	—
<i>Navicula pinnata</i>	0,1	0,3
<i>N. kariana</i>	0,1	0,5
<i>N. directa</i>	—	0,1
<i>N. punctulata</i> var. <i>pagophila</i>	0,1	—
<i>N. vitrea</i>	0,1	—
<i>Nitzschia polaris</i>	0,3	—
<i>N. subtilis</i>	1,3	0,1
Всего	100,0	100,0

Как известно, макрофиты крепятся к твердому субстрату с помощью клейких органических веществ (альгинатов), цементирующих ризом с поверхностью грунта. Известны также случаи крепления макрофитов и к поверхности морского льда (Showers et al., 1977). Последние авторы наблюдали рост десмарестиевой водоросли, прикрепленной к нижней поверхности антарктического припая. Вполне возможно, что крепление скоплений диатомовых ко льду осуществляется с помощью слизи, выделяемой клетками, которой они как бы приклеиваются, образуя в основании слоевища «псевдоризомид».

По-видимому, более вероятно механическая форма прикрепления. Основанием для этого предположения является тот факт, что наблюдавшиеся скопления были как бы «вросшими» в лед на 5—10 см. Такой механизм удержания слоевищ у поверхности льда, по-видимому, имеет следующую природу.

Как было показано ранее, в нижнем слое имеются каналы, напоминающие по форме ветвящееся дерево. В основании каналов имеются сужения типа шейки, в совокупности напоминающие шприц с иглой. Когда водоросли заполняют собой внутреннее пространство канала, они начинают развиваться и за его пределами, но уже в воде подо льдом. Удержанию растущих вниз водорослей способствует форма межкристаллического пространства (в данном случае — канала стока) за счет образования плотного сгустка водорослей внутри «шприца» выше «иглы». Сужение (шейка) является механическим препятствием для самопроизвольного отрыва слоевища, например под действием силы тяжести. Однако, как будет показано ниже, такое крепление недостаточно прочно, чтобы удерживать водоросли при сильном подледном течении.

Общей особенностью обитания таких скопления на нижней поверхности льда является то, что все они располагаются в основном вдоль трещин, причем в таких местах подледного пространства, где водоросли защищены от прямого воздействия сильного подледного течения (в зонах так называемой гидрологической тени). На их поселение также влияют морфологические особенности макрорельефа (глубина подводной части торосов, их форма, протяженность и т. п.), а также время существования трещин. Так, в начале августа 1977 г. (82° с. ш., 156° в. д.) на СП-23 вдоль трещины под однолетним льдом толщиной 1,5 м среди подводных гряд торосов были обнаружены скопления *Melosira arctica*. Скопления устойчиво сохранялись в течение всего срока наблюдений (около 2 недель), пока водоросли находились в «гидрологической тени». Когда направление дрейфа изменилось так, что сильное подледное течение стало непосредственно воздействовать на скопления, их оторвало ото льда и унесло в сторону (Мельников, 1984б).

Вопросы о высокой биологической продуктивности вдоль кромки льдов неоднократно обсуждались в литературе. Образования таких мощных скоплений именно вдоль трещин и их отсутствие под полями ровного, недеформированного многолетнего льда можно объяснить тем, что вдоль кромки льда создаются особые, отличные от других мест под ледовым покровом, условия, благоприятные для развития водорослей (Мельников, 1984а). Во-первых, это обилие света, поскольку ФАР проникает в воду, минуя мощный многолетний лед, поглощающий более 90% падающей на его верхнюю поверхность солнечной радиации. Во-вторых, обилие питательных веществ, поступающих из нижележащих слоев вследствие постоянного обновления воды, возникающего из-за флуктуаций течений вдоль кромки льда (Clarke, 1978). Именно обилие ФАР и биогенов, а также развитие водорослей в гидрологически спокойных зонах создают условия, благоприятные для роста и длительного существования скоплений бентического типа.

Оценить площадь, занимаемую такими скоплениями подо льдом на всей акватории СЛО, пока можно только косвенным путем, ибо проведение крупномасштабной съемки для такой оценки с использованием водолазной техники в настоящее время не представляется возможным. В связи с тем, что во всех случаях скопления наблюдались только в пределах динамических зон (торосистые образования и трещины) и не встречались под поверхностью ровного недеформированного льда, для расчета площади скоплений за основу можно взять площадь торосистых образований, которая составляет около 10% площади ледового покрова СЛО (Wittmann, Schule, 1967). Далее было принято, что скопления покрывают не всю поверхность торосов, а только узкую полосу льда шириной не более 2 м, составляющую пятую часть сечения тороса у его основания. Отсюда выходит, что занимаемая ими площадь составляет около 2% всей площади арктического ледового покрова. Несмотря на небольшую площадь, занимаемую этой жизненной формой водорослей, их вклад в биологическую продуктивность, вероятно, существенен. Роль таких скоплений под дрейфующими льдами, вероятно, можно сравнить с ролью макрофитов на шельфе. Хотя занимаемая ими площадь невелика, их значение в круговороте вещества и энергии в водоеме огромно.

Планкто-бентический тип. Наряду со скоплениями бентического типа в этом биотопе довольно часто встречаются другие колоссальные агрегации диатомовых водорослей, клетки которых образуют плотные слизистые массы самой разнообразной геометрической конфигурации (шаровидные, эллипсоидные, бесформенные комки и др.) (Мельников, 1980). Размеры этих образований, которые далее будут называться агрегатами, при предположении, что они по форме представляют собой шары, составляют 15—20 см в диаметре (по наблюдениям на СП-23

летом 1977 г.). Если скопления бентического типа жестко связаны с поверхностью льда и, как правило, развиваются только вдоль трещин, то агрегаты встречаются практически под любыми типами морских льдов, поскольку они не прикрепляются твердо ко льду, а могут свободно переноситься водой. На их распределение большое влияние оказывает скорость подледного течения. Когда дрейф слабый (обычно менее 5 км/сут), а, соответственно, и низкая скорость течения, агрегаты занимают каверны, трещинки и прочие неровности микрорельефа и остаются там до тех пор, пока не усилятся дрейф. С увеличением его скорости агрегаты отрываются сильным потоком от поверхности льда и, распределяясь на различных глубинах в слое 0—50 м, переносятся в воде до тех пор, пока дрейф не ослабнет. Когда наступает слабый дрейф, часть агрегатов внедряются вновь в углубления на льду и остаются в них до начала нового сильного дрейфа; другая же часть переносится в воде на несколько метров от ледовой поверхности.

Количественная оценка агрегатов под 1 м² ледовой поверхности была выполнена в июле 1977 г. на СП-23. На горизонтальном профиле длиной 50 м и шириной 1 м (т. е. на площади 50 м²) — 7-го, 20-го, 26-го и 27-го июля проводили подсчет агрегатов, находящихся в углублениях на льду. Во время первых трех наблюдений, когда дрейф был слабым, их количество соответственно составляло 21, 21 и 33 агрегата на всю просмотренную площадь или в среднем 0,53 агрегата на 1 м². В это же время в воде насчитывались единицы дрейфующих агрегатов. В ночь на 26-е июля начался сильный дрейф. Учет агрегатов на следующий день показал: 7 агрегатов на 50 м² или в среднем 0,14 агрегата на 1 м², т. е. их число уменьшилось вчетверо. Одновременно количество агрегатов, находящихся в воде, заметно возросло. Оценить количество последних из-за определенных технических трудностей не удалось.

Систематический анализ флоры, составляющей агрегаты, показал (табл. 11), что она почти полностью представлена диатомовыми пеннатыми водорослями: из 25 идентифицированных видов только один относится к *Centrophyceae* (*Thalassiosira* sp.). Первые две пробы взяты в один день (29.06.77; СП-23) с той лишь разницей, что одна была отобрана со льда, а другая — из воды на удалении 1,5—2,0 м от его поверхности. Общность видового состава флоры этих двух агрегатов довольно высокая (индекс Жаккара, $I=0,86$): за исключением трех, редко встречающихся, видов, массовые виды и субдоминанты практически повторяются, что говорит о сходстве условий развития их водорослей вследствие последовательной смены пребывания агрегатов то в воде, то на поверхности льда.

Различия видового состава флоры особенно заметны между пробами, собранными в июне и августе. Общность флоры оказалась более низкой ($I=0,44$), в сравнении с таковой у первых двух агрегатов ($I=0,86$). Различались также массовые виды и субдоминанты. Если в первых двух пробах преобладали *Fragilaria striatula*, *Navicula vanhoeffenii* (доминанты) и *Gomphonema exiguum*, *G. groenlandicum*, *Navicula albinensis*, *N. pinnata*, *N. spicula* (субдоминанты), то в последней пробе — *Gomphonema kamtchaticum*, *Nitzschia sigma* (доминанты) и *Fragilaria striatula*, *Navicula kariana* var. *detersa*, *N. pinnata*, *Nitzschia subtilis* (субдоминанты). Смену доминирования видов во флоре агрегатов, вероятно, можно объяснить тем, что за это время подо льдом довольно заметно изменяется гидрологическая ситуация, а, соответственно, изменяются и условия обитания водорослей. Дело в том, что в июле во время интенсивного таяния снежного, а затем ледового покрова сверху вниз под лед начинается сток талых пресных вод, которые, смешиваясь с морской водой, распределяются тонким слоем под нижней

поверхностью льда. Соленость вод в таком слое изменяется в широких пределах: от приблизительно 15 до 29‰ (табл. 12). Вполне возможно, что именно распределение оказывает заметное влияние на экологию агрегатов и их состав, который включает водоросли с различной толерантностью по отношению к солености.

Таблица 11

Видовой состав флоры агрегатов, обитающих среди кристаллов на нижней поверхности льда и в воде подо льдом

Таксон	СП-23, лето 1977 г.	
	29.06 79°01 с. ш. 161°22 в. д.	04.08 81°45 с. ш. 158°43 в. д.
<i>Amphora</i> sp.	+	+
<i>Diploneis litoralis</i> var. <i>clathrata</i>	+	—
<i>Fragilaria striatula</i>	+++	++
<i>Fragilaria</i> sp.	+	+
<i>Gomphonema exiguum</i>	+	+
<i>G. groenlandicum</i>	++	—
<i>G. kamtschaticum</i>	+	+++
<i>Gyrosigma arcticum</i>	+	+
<i>G. diaphanum</i>	—	+
<i>Navicula albinensis</i>	++	+
<i>N. directa</i>	+	+
<i>N. kariana</i>	+	—
<i>N. kariana</i> var. <i>detersa</i>	++	++
<i>N. pinnata</i>	++	++
<i>N. spicula</i>	++	++
<i>N. transitans</i>	—	+
<i>N. valida</i>	+	—
<i>N. vanhoefienii</i>	+++	—
<i>N. vitrea</i>	+	+
<i>Nitzschia polaris</i>	+	—
<i>N. sigma</i>	+	+++
<i>N. subtilis</i>	—	++
<i>Nitzschia</i> sp.	++	—
<i>Synedra kamtschaticum</i>	+	—
<i>Thalassiosira</i> sp.	+	—

Примечание. +++ — массовые виды; ++ — субдоминанты; + — редкие виды.

Сезонная изменчивость гидрохимических характеристик в слое 0—20 см (вода — лед), по данным наблюдений на СП-23 летом 1977 г. (Мельников, 1987)

Характеристика	Дата наблюдений									
	7/VI	20/VI	23/VI	26/VI	26/VII	27/VII	4/VIII	28/VIII	24/IX	9/X
Соленость, ‰	28,55	30,01	23,60	15,44	29,23	28,69	29,76	22,45	30,27	29,67
Фосфор, мкг/л	28	37	35	52	54	15	26	16	8	19
Кремний, мкг/л	410	570	390	460	450	480	420	310	910	250

Здесь уместно сделать краткое замечание об одном феномене, связанном с экологией агрегатов.

Начиная с экспедиции Ф. Нансена на «Фраме» в 1893—1896 гг., в литературе по морской арктической ледовой флоре можно встретить упоминания о нахождении на верхней ледовой поверхности слизистых скоплений диатомовых водорослей, что дало возможность предполагать развитие этой флоры на поверхности летних тающих льдов (Усачев, 1946; Gran, 1904). Систематический анализ флоры этих скоплений показал, что по видовому составу она — типично морская. Вставал вопрос: каким образом типично морские диатомеи могут развиваться в условиях, характерных для пресноводных водоемов? До последнего времени этот вопрос не был достаточно определенно обсужден в литературе. С точки зрения автора, суть этого феномена в следующем.

В период таяния талая вода, стекая вниз под лед, распространяется тонким слоем под его поверхностью. Так как температура морской воды круглый год не выше минус 1,4°C, то пресная вода, смешиваясь с холодной морской, частично замерзает, образуя на поверхности старого льда тонкий слой молодого, рыхлого. Если в этот момент среди неровностей микрорельефа находятся агрегаты, то они оказываются вмержшими в новообразующий слой на нижней поверхности старого льда. Летом 1977 г. на СП-23 на ледовом полигоне, где проводились криобиологические исследования, автор наблюдал образование такого льда мощностью 20 см (Мельников, 1979) и вмержание в него агрегатов. Хотя позднее этот рыхлый слой постепенно разрушался, на некоторых участках, где ледотаяние проходило менее интенсивно, он сохранялся, как сохранялись и «замурованные» в нем агрегаты. Естественно предположить, что эти вмержшие агрегаты постепенно, вследствие последовательной смены слоев в процессе таяния — нарастания ледового покрова в конце концов окажутся на его верхней поверхности.

Таким образом, на основании анализа таксономического состава водорослей можно заключить, что в биотопе нижней поверхности льда криопелагическая флора развивается главным образом среди кристаллов (в так называемом каркасном слое). Отмечено образование массовых скоплений бентического и планкто-бентического типов. Флора представлена в основном диатомовыми пенистыми водорослями, среди которых доминируют виды: *Fragilaria striatula*, *Gomphonema kamtschaticum* var. *groenlandicum*, *Gyrosigma arcticum*, *G. diaphanum*, *Melosira arcticum*, *Navicula directa*, *N. kariana*, *N. pinnata*, *N. spicula*, *N. valida*, *N. vanhoeffenii*, *Nitzschia polaris*, *Synedra kamtschaticum*, *Thalassiosira* sp. Преобладают главным образом бентосные формы. Отмечена слабая связь состава криопелагической флоры с видовым составом фитопланктона.

4.1.2.2. Кριοинтерстициальная флора

Ее видовой состав, закономерности вертикального распределения в толще льда, а также особенности географического распределения в бассейне рассматриваются здесь на основании систематического анализа проб, собранных: 1) в пределах ледовых полей размером 100×100 м на СП-23 в 1977—1978 гг. и на СП-22 в 1980—1981 гг. (см. Приложение, табл. 2); 2) в пределах ледового массива размером 3×3 км (сборы проб в 10 фиксированных точках вокруг лагеря станции СП-22 в 1980 г. и затем в 1981 г.; данные табл. 13); 3) в пределах основных крупномасштабных циркуляций льда в бассейне (наблюдения весной 1981 г. во время полетов с авиаотрядами с базового лагеря СП-22; данные табл. 14).

Таблица 13

Видовой состав и встречаемость (в %) кριοинтерстициальных водорослей в многолетних льдах, окружавших ледовый массив станции СП-22. Пробы отобраны в фиксированных 10-ти точках с интервалом 1 год

Таксон	Апрель 1980 г. 78° с. ш. 151° в. д.	Апрель 1981 г. 85° с. ш. 157° в. д.
Centrophyceae:		
<i>Chaetoceros karianus</i>	100	100
<i>C. gracilis</i>	40	50
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	40	70
<i>Melosira arctica</i>	10	40
<i>Aulacosira</i> var. <i>alpigena</i>	70	50
<i>Thalassiosira decipiens</i>	10	30
<i>T. nordenskiöldii</i>	100	90
Pennatophyceae:		
<i>Entomoneis paludosa</i> var. <i>hyperborea</i>	—	40
<i>E. gigantea</i>	30	10
<i>E. kjelmannii</i>	30	20
<i>Amphora exigua</i>	50	90
<i>A. crassa</i>	70	60
<i>A. ovalis</i>	60	60
<i>A. ovalis</i> var. <i>gracilis</i>	40	40
<i>A. ovalis</i> var. <i>pediculus</i>	80	70
<i>A. laevis</i> var. <i>laevissima</i>	10	40
<i>A. lineolata</i>	—	10
<i>A. angusta</i> . <i>venticosa</i>	60	10
<i>A. obtusa</i>	—	10
<i>Brebissonia</i> sp.	—	10
<i>Bacillaria socialis</i>	—	10
<i>Diploneis litoralis</i>	10	40
<i>D. lit.</i> var. <i>arctica</i>	10	50
<i>Eunotia</i> sp.	20	50
<i>Fragilaria islandica</i>	—	10
<i>F. pinnata</i>	—	20
<i>Nitzschia cylindrus</i>	—	10
<i>Gomphonema exiguum</i>	90	90
<i>G. kamtschaticum</i> var. <i>groenlandicum</i>	50	90
<i>Gyrosigma arcticum</i>	20	—
<i>Navicula cancellata</i>	70	90

Таксон	Апрель 1980 г. 78° с. ш. 151° в. д.	Апрель 1981 г. 85° с. ш. 157° в. д.
<i>N. directa</i>	40	90
<i>N. pusilla</i>	90	100
<i>N. directa</i> var. <i>genuina</i>	20	70
<i>N. forcipata</i>	20	50
<i>N. kariana</i>	50	40
<i>N. crystallina</i>	40	40
<i>N. elginensis</i>	20	50
<i>N. bipennata</i>	10	80
<i>N. valida</i>	10	70
<i>N. gastrum</i>	40	40
<i>N. rotaeana</i>	10	30
<i>N. cryptocephala</i>	10	10
<i>N. transitans</i>	—	50
<i>N. transitans</i> var. <i>assymetrica</i>	20	30
<i>N. gelida</i>	10	40
<i>N. glacialis</i>	—	10
<i>N. kepesii</i>	10	20
<i>N. vanhoeffenii</i>	10	10
<i>Nitzschia longissima</i>	50	90
<i>N. grunowii</i>	100	100
<i>N. sigma</i>	80	50
<i>N. frigida</i>	50	20
<i>N. acicularis</i>	80	70
<i>N. sp. (polaris ?)</i>	100	100
<i>Cylindrotheca closterium</i>	20	20
<i>Pinnularia quadratarea</i>	50	40
<i>Pleurosigma elongatum</i>	90	80
<i>P. stuxbergii</i>	10	—
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	10	40
<i>Thalassiothrix sp.</i>	—	10
Chlorophyta:		
<i>Ancylonema nordenskiöldii</i>	30	20
<i>Chlamydomonas sp.</i>	100	100
<i>Cryocystis brevispina</i>	30	30
<i>Trochiscia americana</i>	—	20
<i>T. cryophila</i>	60	60
Silicoflagellatae:		
<i>Dictyocha speculum</i>	40	70

Видовой состав. Общий список криоинтерстициальной флоры насчитывает 140 видов, причем основная доля (95% всех идентифицированных водорослей) приходится на Bacillariophyta. Chlorophyta представлены пятью видами и по одному — у Silicoflagellatae и Dinophyta.

В отличие от фитопланктона СЛО, в составе криоинтерстициальной флоры резко падает роль флагеллат: от 65 видов в фитопланктоне до 2 видов во льду. При этом в составе флоры толщи льда появляются пресноводные водоросли из группы Chlorophyta, не встречающиеся в морском фитопланктоне.

Видовой состав и встречаемость (в %) массовых видов,
криоинтерстициальных водорослей в различных районах Северного Ледовитого океана
(по данным съемки в марте — апреле 1980 г.).

Таксон	Дата взятия проб и координаты					
	11—23.03 77° 15 с. ш., 150° 20 в. д.	6.04 84° с. ш., 154° 3 з. д.	25.03 87° 02 с. ш., 125° 36 в. д.	2.04 82° с. ш., 167° в. д.	4.04 79° 02 с. ш., 150° в. д.	10.04 78° с. ш., 154° в. д.
	Количество проб					
	10	3	5	2	4	9
Bacillariophyta:						
<i>Amphora ovalis</i> var. <i>pediculus</i>	—	—	—	—	—	10
<i>Aulacosira distans</i> var. <i>alpigena</i>	10	—	—	—	—	10
<i>Chaetoceros karianus</i>	60	60	40	—	50	10
<i>Melosira arctica</i>	—	30	—	—	—	10
<i>Navicula forcipata</i>	—	30	—	—	—	—
<i>N. kariana</i>	—	—	20	—	—	—
<i>N. vanhoeffinii</i>	—	—	—	50	—	—
<i>Nitzschia grunowii</i>	90	60	60	50	50	40
<i>N. longissima</i>	—	30	—	—	—	10
<i>N. sp. aff. polaris</i>	80	60	40	100	70	80
<i>Pleurosigma elongatum</i>	20	—	—	—	—	—
<i>Stauroneis anceps</i>	—	30	—	—	—	—
<i>Thalassiosira decipiens</i>	10	—	—	—	—	—
<i>T. nordenskioeldii</i>	80	—	—	50	—	20
Chlorophyta:						
<i>Ancylonema nordenskioeldii</i>	20	—	—	—	20	—
<i>Chlamydomonas</i> sp.	20	—	—	—	20	20
<i>Cryocystis brevispina</i>	—	—	—	—	50	10
<i>Trochiscia cryophila</i>	—	—	40	50	70	30

Важной особенностью видового состава криоинтерстициальной флоры является явное доминирование диатомовых над всеми другими группами водорослей. Также, как и в криопелагической флоре, в составе криоинтерстициальной у диатомовых отмечено преобладание пеннатных над центрическими водорослями. Так, в пробах с ледового полигона СП-23 (см. Приложение, табл. 2А), из 21 вида идентифицированных водорослей выявлено 19 *Pennatophyceae* (90% общей численности видов) и только 2 среди *Centrophyceae* (8%). Аналогично наблюдалось и среди проб с СП-22 (см. Приложение, табл. 2Б): из 96 видов *Bacillariophyta* отмечены 91 пеннатных (95%) и 5 центрических водорослей (5%). Во всех случаях среди группы *Pennatophyceae* преобладали виды из рода *Navicula*: 52 и 40% соответственно среди диатомовых в пробах с СП-23 и СП-22.

Привлекает внимание сильное различие в численности видов диатомовых, идентифицированных в пробах на СП-22 и СП-23 — 102 и 21 вид соответственно (см. Приложение, табл. 2).

Как говорилось выше, станция СП-22 дрейфовала в Антициклональном круговороте в течение 9 лет, проходя по маршруту дрейфа через глубоководные и мелководные районы СЛО: центральный АБ, моря Бофорта, Чукотское и Восточно-Сибирское. За время дрейфа льды, окружавшие ледовый массив, на котором располагалась станция СП-22, около 9 раз подвергались воздействию термодинамических процессов таяния и замерзания. В результате длительного контакта льдов с различными водами, а следовательно, и различной по составу планктонной, а на мелководье и с бентосной флорой этих водоемов, вероятно, определилось высокое видовое разнообразие криоинтерстициальной флоры льдов станции СП-22. Напротив, дрейф льдов станции СП-23 по длительности был короче (2—3 года) и проходил главным образом в АБ (в зоне Трансарктического выноса), фитопланктон которого по видовому составу значительно беднее такового АМ, что, вероятно, и определило низкую численность видов криоинтерстициальной флоры льдов на станции СП-23. Несмотря на различие в численности видов, сходство их флор высокое. Из всех обнаруженных на СП-23 диатомовых только два вида (*Navicula albinensis* и *Nitzschia fragilis*) не встречены на станции СП-22: остальные 19 видов обнаружены. При этом необходимо заметить, что все пять видов пресноводных водорослей из группы *Chlorophyta* представлены в обоих случаях.

Вертикальное распределение. Анализ списков идентифицированных водорослей показывает, что в их распределении в толще льда наблюдается четкая вертикальная зональность: верхний слой — зона обитания пресноводных водорослей из группы *Chlorophyta*, а нижний — главным образом морских *Bacillariophyta*. В верхнем слое доминируют: *Ancylonema nordenskiöldii*, *Chlamydomonas* sp., *Cryocystis brevispina*, *Trochiscia americana*. В нижнем слое среди пеннатных водорослей преобладают: *Amphora lineolata*, *Brebissonia* sp., *Diploneis litoralis*, *D. litoralis* var. *clathrata*, *Entomoneis alata*, *E. gigantea* var. *septentrionalis*, *E. kjelmannii*, *E. paludosa*, *Fragilaria islandica*, *Gomphonema exiguum*, *Gyrosigma arcticum*, *Navicula gelida*, *N. forcipata* var. *densistriata*, *N. kariana*, *N. kariana* var. *detersa*, *N. valida*, *N. vanhoeffenii*, *N. transitans*, *Nitzschia frigida*, *N. grunowii*, *N. longissima*, *N. sp.*, *Pinnularia quadratarea*, *P. quadratarea* var. *baltica*, *P. spitzbergensis*, а среди центрических — *Chaetoceros karianus*, *Thalassiosira decipiens*, *T. nordenskiöldii*. Хотя водоросли каждой группы встречены также и вне зон их обитания, т. е. верхнего и нижнего слоев, но, как правило, их клетки были мертвыми. В пределах же своих слоев они содержали плотные, хорошо различимые хлоропласты. Из этого следует, что вынос водорослей за пределы зоны их обитания приводит к гибели клеток. Такая

особенность в вертикальном распределении водорослей дает основание выделить в толще льда два разных растительных сообщества, развивающихся независимо друг от друга: первое — диатомовое, составленное морскими (планктонными и/или бентосными) водорослями, обитающими в нижнем слое; второе — сообщество зеленых водорослей, представленное пресноводными формами, обитающими в верхнем слое льда. Средний слой можно рассматривать как переходную зону между этими сообществами. Так как здесь встречаются главным образом мертвые клетки диатомовых и зеленых водорослей, то, вероятно, сообщество такого типа можно определить как «ледовый танатоценоз».

Устойчивость видового состава. Общей и важной закономерностью для всех без исключения ледовых проб, собранных в различных районах СЛО, является устойчивость вертикальной структуры в распределении криоинтерстициальной флоры: пресноводных *Chlorophyta* — в верхнем, а морских *Bacillariophyta* — в нижнем слоях многолетних льдов (см. Приложение, табл. 2). Так, все пять видов *Chlorophyta* (*Ancylonema nordenskioeldii*, *Chlamydomonas* sp., *Cryocystis brevispina*, *Trochiscia americana*, *T. cryophila*), обнаруженные в сентябре — октябре 1977 г. в верхних горизонтах многолетнего льда на СП-23 спустя полгода (после полярной ночи) были вновь обнаружены на том же самом ледовом полигоне (см. Приложение, табл. 2А). Аналогичная ситуация была отмечена и в пробах на ледовом полигоне СП-22: те же виды зеленых водорослей, обнаруженные в марте — апреле 1980 г., встречались здесь же спустя год в апреле 1981 г. (см. Приложение, табл. 2Б).

Та же закономерность касается и состава криоинтерстициальной диатомовой флоры.

В табл. 13 приводятся данные, характеризующие видовой состав диатомовых водорослей, идентифицированных в ледовых пробах, собранных вокруг ледового массива, на котором располагалась станция СП-22. Пробы собраны в 10 реперных точках с временным интервалом в один год (апрель 1980 г. — апрель 1981 г.). Общий список диатомей насчитывает 68 видов (56 видов в 1980 г. и 66 видов в 1981 г.). Индекс общности флоры высок и составляет 0,79, что дает основание предполагать устойчивость видового состава диатомового сообщества, развивающегося в нижнем слое многолетних льдов.

В географических масштабах бассейна устойчивость видового состава криоинтерстициальной флоры отмечена на уровне доминирующих видов. Анализ общего списка водорослей, идентифицированных в 33 пробах, собранных в шести различных географических районах СЛО (данные съемки с «прыгающими» авиаотрядами в марте — апреле 1980 г.), показал, что он насчитывает 78 видов (*Bacillariophyta* — 72, *Silicoflagellatae* — 1, *Dinophyta* — 1 и *Chlorophyta* — 4 вида), из которых только 14 видов диатомовых (*Amphora ovalis* var. *pediculus*, *Chaetoceros septentrionalis*, *Melosira arctica*, *M. distans* var. *alpigena*, *Navicula forcipata*, *N. kariana*, *N. vanhoefinii*, *Nitzschia grunowii*, *N. longissima*, *N. sp.*, *Pleurosigma elongatum*, *Stauroneis anseps*, *Thalassiosira decipiens*, *T. nordenskioeldii*) и 4 вида зеленых (*Ancylonema nordenskioeldii*, *Chlamydomonas* sp., *Cryocystis brevispina*, *Trochiscia cryophila*) встречаются почти в каждой пробе в каждом из шести исследованных районов СЛО; остальные виды встречаются довольно редко. В табл. 14 приводятся видовой состав и встречаемость перечисленных доминантов, причем только *Nitzschia grunowii* и *Nitzschia* sp. доминировали в каждом районе (соответственно 64 и 85% всех проб). Чаше других доминировали *Chaetoceros karianus*, *Thalassiosira nordenskioeldii* и *Trochiscia cryophila* (в 30% всех проб); другие виды доминировали в единичных случаях.

Таким образом, из представленных в этом разделе данных следует, что важной особенностью видового состава криоинтерстициальной флоры является одновременное сочетание в пределах одной вертикальной структуры многолетнего льда морских (*Bacillariophyta*) и пресноводных (*Chlorophyta*) водорослей, причем в их распределении наблюдается четкая вертикальная зональность: приуроченность пресноводных водорослей к обитанию в верхнем слое, а морских — в нижнем. Выявленная стратификация в распределении устойчиво сохраняется как в пределах вертикальной структуры многолетних льдов, так и в географических масштабах СЛО.

4.1.2.3. Криоэпонтическая флора

В задачу данного раздела входит анализ видового состава водорослей, обитающих на верхней ледовой поверхности. Прежде, чем перейти к его обсуждению, рассмотрим кратко основные морфологические черты этого биотопа и процессы, определяющие его развитие.

Характерным элементом биотопа является снег. Снежный покров формируется в основном в зимнее время, определяется метеоусловиями и рельефом ледовой поверхности. Средняя толщина его в разных районах меняется год от года незначительно и составляет в конце зимы 15—20 см (Лощилов, 1964).

Вегетация криоэпонтической флоры начинается, когда температура воздуха еще отрицательная. В пробах снега, взятого в июне 1975 г. в трех точках вокруг лагеря СП-22 и в июне 1977 г. в четырех точках на СП-23, были обнаружены многочисленные клетки *Ancylonema nordenskiöldii*.

Начало активного таяния приводит к обнажению ледового покрова и образованию на его поверхности большого количества снежниц, в пресной воде которых развиваются водоросли. Наблюдения за их развитием в двух снежницах на СП-22 летом 1975 г. и на СП-23 летом 1977 г. позволили выявить три вида водорослей, вегетирующих в талой воде: *Ancylonema nordenskiöldii*, *Chlamydomonas nivalis* и *Chlorella* sp. Систематическую принадлежность третьего вида более точно установить не удалось. Это были зеленые одиночные и колониальные (в виде грозди) клетки хлореллы типа. Контрольное культивирование флоры, развивающейся в талой воде снежниц летом 1977 г. на СП-23 (культивирование *in vitro* на питательной среде Гольдберга (Ланская, 1971), показало, что в культурах растут клетки из рода *Chlorella*, похожие по размерам и форме на клетки, развивающиеся в снежнице. Кроме того, в культурах были обнаружены плотные колонии *Stigonema ocellatum* var. *rappiforme* (*Cyanophyta*) и мелкие подвижные жгутиковые, возможно, зооспоры развивающейся в культуре хлореллы. *S. ocellatum* var. *rappiforme* и подвижные жгутиконосцы в талой воде снежниц не были обнаружены. Причиной, по-видимому, является разреженность популяций этих видов. Достаточно сказать, что численность такой массовой формы, как *Chlamydomonas nivalis*, в период максимального развития достигала 2—3 тыс. клеток на 1 л талой воды. Вполне возможно допустить, что из-за малой численности они не были обнаружены при микроскопировании.

Интересно отметить, что температура 0°C является оптимальной для *Chlamydomonas nivalis* (Huber-Festalozzi, 1926; цит. по Kol, 1968). В Арктике жизненный оптимум у этого вида совпадает с максимальной температурой среды (температура в талой воде снежниц не превышает 0,5°C). С увеличением температуры клетки хламидомонады погибают. Таким образом, температурный интервал, в котором вегетирует *Chlamydomonas nivalis*, очень узок (не более 1°C), и этот вид

можно определить как стенотермный. Следует при этом помнить, что зимой, когда температура достигает значений минус 30 — минус 40°C, клетки, вероятно, находятся в анабиотическом состоянии.

Помимо флоры, развивающейся в талой воде снежниц, водоросли активно вегетируют в трещинах и кавернах — образованиях, формирующих микрорельеф верхней поверхности. 1 августа 1977 г. на СП-23 в четырех различных точках, удаленных одна от другой на сотни метров, были взяты пробы снега, окрашенные в красный, фиолетовый, розовый и зеленый цвета (по шкале цветов снега — Kol, 1968). Систематический анализ флоры этих проб представлен в табл. 15.

Таблица 15

Видовой состав криоэпонтической флоры, по данным наблюдений на СП-23 в августе 1977 г.

Таксон	Цвет снега			
	красный	фиолетовый	розовый	зеленый
Chlorophyta:				
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	+			+
<i>Ancylonema nordenskiöldii</i>	+	+	+	+
<i>Chlamydomonas nivalis</i>	+	+	+	+
<i>Chlorella</i> sp.			+	+
<i>Chlorosphaera</i> sp.	+	+		+
<i>Cryocystis</i> sp. aff. <i>brevispina</i>	+	+	+	
<i>Cryodactylon glaciale</i>			+	
<i>Cylindrocystis</i> sp.	+	+	+	
<i>Koliella nivalis</i>	+			
<i>Koliella transsilvanica</i>	+	+		
<i>Pleurococcus</i> sp. aff. <i>vulgaris</i>		+		
<i>Scotiella</i> sp. aff. <i>nivalis</i>			+	
<i>Trochiscia</i> sp. aff. <i>nivalis</i>		+	+	
<i>Ulothrix</i> sp.				+
Cyanophyta:				
<i>Stigonema ocellatum</i> var. <i>pan-niforme</i>				+
Chrysophyta:				
<i>Groenlandiella</i> sp. aff. <i>nivalis</i>			+	+
Fungi:				
<i>Chionaster bicornis</i>		+	+	
<i>C. nivalis</i>	+			

В каждой пробе отмечено в среднем по 9 видов. В пробе красного снега доминирует *Chlamydomonas nivalis*, фиолетового — *Ancyloperma nordenskiöldii* и *Pleurococcus* sp. aff. *vulgaris*, розового — *Cryocystis* sp. aff. *brevispina* и зеленого — *Chlorella* sp. и *Ulothrix* sp. Вполне возможно, что именно эти водоросли придают соответствующую окраску снегу, из которого брались пробы.

Все обнаруженные водоросли — пресноводные и широко распространены в водоемах арктических земель, материковых льдах и снеге, а такие виды, как *Scotiella* sp. aff. *nivalis*, *Trochiscia nivalis* и *Cryocystis brevispina* — в антарктическом регионе (Kol, 1968). Кроме водорослей из групп *Chlorophyta*, *Cyanophyta* и *Chrysophyta*, в трех пробах были обнаружены два вида грибов: *Chionaster bicornis* и *C. nivalis*.

О развитии водорослей в снеге известно с начала прошлого века. Так, капитан Росс в августе 1818 г. во время своего плавания через море Баффина обратил внимание на огромные поля красного снега, покрывающего прибрежные скалы у мыса Йорк в Гренландии. Аналогичные наблюдения были сделаны позднее на побережьях Шпицбергена, Лапландии и Восточной Сибири многочисленными экспедициями. В своих записях Ч. Дарвин отмечал о встрече красного снега в высоких Андах. В Центральном Арктическом бассейне развитие красного снега неоднократно наблюдал Ф. Нансен во время своего перехода к Северному полюсу. Таким образом, «снежное цветение» является широко распространенным явлением. В настоящее время известно около 100 видов водорослей, обитающих в снегу в различных районах земного шара и относящихся к *Chlorophyta*, *Euglenophyta*, *Chrysophyta*, *Dinophyta*, *Cyanophyta* и *Rhodophyta*, а также около 70 видов грибов и 30 видов бактерий (Kol, 1968). Однако в литературе по полярной криобиологии, кроме кратких упоминаний в отчетах экспедиций о нахождении красных пятен на снегу, образующихся в результате вегетации *Chlamydomonas nivalis*, нет работ, посвященных изучению состава снежной флоры, вегетирующей на верхней поверхности многолетних арктических льдов. Представленные в табл. 15 данные систематического анализа видового состава этих водорослей являются первой попыткой показать качественное многообразие флоры этого биотопа. Представляется, что применение более тонких методов выделения водорослей и большее количество проб значительно увеличат список видов криоэпонтической флоры.

Рассмотрим теперь вопрос, связанный с нахождением диатомовых водорослей на верхней поверхности морских арктических льдов, поскольку он был предметом серьезного обсуждения в криобиологической литературе (Усачев, 1946; 1949).

Дело в том, что Ф. Нансен в своих дневниках отметил нахождение диатомовых в талой воде снежниц (Nansen, 1902). Х. Гран, обработавший его флористическую коллекцию, обнаружил в собранных пробах две планктические формы из рода *Navicula*, клетки которых содержали плазму (Gran, 1904). Этот факт дал ему основание предположить возможность вегетации диатомовых в этом биотопе, несмотря на то, что количество клеток в пробах было ничтожно мало.

Важно сразу заметить, что никто более из исследователей, работавших среди морских арктических льдов в северных морях и районах Центрального Арктического бассейна, не отмечал развитие диатомовых наверху. Ни И. А. Палибин (1903—1906), ни П. П. Ширшов (1937), ни П. И. Усачев (1946) не наблюдали подобного явления.

В проводившихся исследованиях на СП-22 летом 1975 г. и на СП-23 летом 1977 г. также не удалось наблюдать развитие этой группы водорослей. При микроскопировании «живых» проб, взятых из снежниц, неоднократно встречались пустые створки пенистых и центрических водорослей, но ни разу не наблюдались клетки 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 создают условия, при которых морская диатомовая флора, попадающая в толщу льда при его образовании, выживает только в нижнем слое, где и температура и соленость близки к таковым в воде, и погибает в среднем слое и тем более в верхнем, где действие факторов иное и резко отличается от морских. Эти особенности развития многолетнего льда являются причиной того, что часть клеток, заключенная в кристаллическую структуру, по мере роста льда поднимаются вверх, но уже мертвыми.

Такой механический способ подъема диатомовой флоры от нижней поверхности к верхней подтверждается следующими наблюдениями.

Выше отмечалось развитие на нижней поверхности льда массовых скоплений диатомовых планкто-бентического типа. Во время водолазных погружений летом 1977 г. на СП-23 неоднократно наблюдали вмерзание бурых комков водорослей в лед. Одновременно сверху в момент интенсивного таяния на дне снежниц и на поверхности «сухого» льда встречались слизистые бесцветные сгустки водорослей. В табл. 16 дан систематический состав пяти проб таких сгустков, взятых на удалении сотен метров друг от друга. Как видно, в общий список входит

Таблица 16

Видовой состав диатомовой флоры, обнаруженной в сгустках на верхней поверхности тающих многолетних льдов (июнь — август 1977 г., СП-23)

Таксон	Дата взятия пробы				
	26.07	26.07	20.08	20.08	20.08
<i>Chaetoceros</i> sp.	+	+	+		
<i>Cyclotella</i> sp.	+				
<i>Diploneis litoralis</i>	+			+	
<i>D. litoralis</i> var. <i>arctica</i>	+				
<i>D. litoralis</i> var. <i>clathrata</i>	+		+		
<i>Gomphonema exiguum</i>	+				
<i>G. kamtschaticum</i> var. <i>groenlandicum</i>		+			+
<i>Melosira arctica</i>					
<i>Navicula albinensis</i>	+	+	+		
<i>N. directa</i>	+	+			
<i>N. sp. aff. glacialis</i>	+				
<i>N. forcipata</i>	+				
<i>N. forcipata</i> var. <i>densestriata</i>		+			
<i>N. kariana</i>	+	+		+	
<i>N. peregrina</i>	+				
<i>N. pinnata</i>	+	+			
<i>N. sp. aff. transitans</i>	+				
<i>N. valida</i>	+	+			+
<i>Nitzschia polaris</i>		+			
<i>N. sp. aff. sigma</i>	+				
<i>N. sp. aff. subtilis</i>	+				+
<i>Pinnularia quadratarea</i>	+	+			
<i>P. spitzbergensis</i>		+			
<i>Stenoneis</i> sp.	+				
<i>Surirella</i> sp.			+	+	
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>	+	+	+		

26 видов, из которых только три приходится на центрические, а остальные, т. е. около 90% — на пеннатные водоросли. Доминируют: *Chaetoceros* sp., *Thalassiosira nordenskioeldii*, *Melosira arctica*, *Navicula kariana*, *N. pinnata*, *N. valida*, *Pinnularia quadratarea*. Остальные виды имеют подчиненное значение. Качественный и количественный состав флоры, выявленный в сгустках на верхней поверхности, близок к таковому в бурых комках, вмерзавших снизу в лед (см. табл. 11). Это дает основание предполагать, что появление сгустков наверху связано не с массовым развитием диатомовых в этом биотопе, а с механическим выносом водорослей, вмерзающих снизу в лед и затем «поднимающихся» кверху в результате ежегодной смены слоев при таянии — нарастании льда. Косвенным подтверждением этому может служить следующий факт: при образовании трещины, делящей ледовое поле пополам, на внутренней (торцевой) части льда можно было наблюдать похожие, вмерзшие в кристаллическую структуру сгустки водорослей. К сожалению, вследствие сложности ледовой обстановки в этот момент взять пробы таких сгустков не удалось.

Из пресноводных и солоноватоводных представителей диатомовых водорослей в собранной коллекции ледовой флоры отмечено около 20 видов, но они не образуют массового развития на верхней поверхности льда. П. И. Усачев (1938) также сообщал о нахождении на льду представителей пресноводного планктона из родов *Eunotia*, *Ceratoneis*, *Nitzschia* и др., отмеченных П. П. Ширшовым (1935) в водоемах на арктических островах.

Заканчивая эту тему, необходимо заметить, что массовое развитие морских диатомовых на верхней поверхности льдов свойственно антарктическим льдам, и этот феномен имеет совершенно иное объяснение. Дело в том, что сезонные морские припайные льды в сравнении с арктическими морскими многолетними льдами более тонкие. Зимой, когда на их поверхность выпадает мощный снежный покров, лед под тяжестью снега погружается в воду, в результате чего верхний «снежный» слой пропитывается морской водой и тем самым заселяется морскими планктонными диатомеями. Такой лед В. Х. Буйницкий (1973) называет инфильтрационным. С наступлением весны водоросли начинают активно размножаться, создавая по численности и биомассе колоссальные скопления, превышающие в десятки раз таковые в воде подо льдом (Андрияшев, 1967; Буйницкий и др., 1973; Bunt, 1963; Burkholder, Mandelli, 1965). Н. Мэгуро, желая подчеркнуть характерные особенности развития диатомовых в этом биотопе, называл такой лед с массовыми скоплениями водорослей планктонным (Meguro, 1962).

Таким образом, на основании собственных и литературных данных можно заключить, что в СЛО на верхней поверхности ледового покрова развиваются только представители недиадомовой флоры, главным образом пресноводные зеленые водоросли (*Chlorophyta*). Представители других групп — *Cyanophyta*, *Chrysophyta*, имеют подчиненное значение. Диатомовые водоросли, образующие массовые скопления на нижней поверхности и в толще льда, в этом биотопе не развиваются.

4.1.3. Общая характеристика ледового фитоценоза

Список всех идентифицированных водорослей, по данным обработки 98 проб, собранных в различных районах СЛО во время дрейфа станций СП-22, 23 и 24 в 1975—1981 гг., представлен (см. в Приложении, табл. 1). Всего обнаружен 171 вид: *Bacillariophyta* — 148 видов, *Chlorophyta* — 20, *Silicoflagellatae* — 2, *Dinophyta* и *Cyanophyta* — по 1 виду.

Также как и в фитопланктоне СЛО, в составе ледовой флоры наблюдается значительное преобладание диатомовых водорослей над всеми остальными таксономическими группами. Резко падает роль флагеллят и возрастает доля зеленых водорослей.

Общее число идентифицированных видов диатомовых водорослей (148) вдвое превышает численность, приводимую Х. Граном (84 вида), обрабатывавшим флористическую коллекцию, собранную Ф. Нансеном во время дрейфа «Фрама» в 1893—1896 гг. (Gran, 1904) и приводимую П. И. Усачевым (73 вида) по обработке сборов П. П. Шишова на СП-1 в 1937—1938 гг. (Усачев, 1949). Численность видов ледовых водорослей возрастает при переходе от центральных районов СЛО к его окраинным морям. Так, И. А. Порецкий (1939) во льдах юго-восточной части Баренцева моря обнаружил 98 диатомовых. Список диатомовой флоры, приводимый П. И. Усачевым (1946) на основании обработки материалов из морей Карского и Лаптевых, собранных экспедицией Арктического института на л/п «Седов» в 1934 г. и на л/п «Садко» в 1936—1937 гг., насчитывает 142 вида. Во льдах Канадского Арктического архипелага определено 117 видов диатомовых водорослей (Dupbar, Acreman, 1980).

Значительно отличаются данные следующих авторов, изучавших ледовую флору у мыса Барроу на Аляске. Так, Н. Мегуро и другие приводят список, в котором дается 23 вида диатомовых (Meguro et al., 1966). Здесь же Р. Хорнер летом 1972 г. определила 25 видов (Horner, 1976), а летом 1980 г. — 44 вида диатомовых (Horner, Schrader, 1982). Столь небольшое число видов диатомовых можно объяснить тем, что последние авторы определяли водоросли не из всей толщи льда, а только из слоя их массового развития — так называемого планктонного слоя, находящегося на границе раздела вода — лед.

Большее число видов диатомовых (148 видов), в сравнении с числом видов диатомовых в определениях цитированных выше авторов, можно объяснить, с одной стороны, большим количеством обработанных проб (98), послуживших основой для систематического анализа, с другой — большим охватом различных районов СЛО. Так, несмотря на то, что «Фрам» и СП-1 продрейфовали в океане значительные расстояния, перемещение в пространстве не могло сказаться на увеличении разнообразия отбираемых проб, поскольку и Ф. Нансен и П. П. Шишов собирали свои флористические коллекции в пределах одного ледового массива, окружавшего как «Фрам», так и СП-1 во время их дрейфа через Центральный Арктический бассейн. Результаты обработки их сборов дали приблизительно равное число видов диатомовых: 84 вида (Gran, 1904) и 73 вида (Усачев, 1949). Интересно, что сводный список диатомовых водорослей (см. Приложения, табл. 1), составленный по литературным данным, начиная с работы Х. Грана (Gran, 1904) до современных исследований, охватывающий все фитогеографические области СЛО, насчитывает 182 таксона, что всего на 11 видов превышает численность водорослей, выявленных по нашим материалам.

Второй характерной особенностью ледовой флоры является явное преобладание пенинатных водорослей над центрическими. Из 148 идентифицированных видов диатомовых на долю первых приходится 136 или 89% численности всех диатомовых, а на долю вторых — всего 12 видов или 11%. Можно уверенно считать, что ледовая диатомовая флора — это царство Pennatophyceae, причем основная доля по численности видов приходится на роды: *Navicula* (47) *Nitzschia* (19), *Entomoneis* (11), *Amphora* (11), *Pinnularia* (10), *Diploneis*, *Fragilaria*, *Gomphonema* — все по 6—8 видов, а остальные 14 родов — по 1—2 вида. У цен-

трических водорослей в основном преобладают виды родов *Chaetoceros*, *Coscinodiscus* и *Thalassiosira* (по 2—3 вида), а из остальных 6 родов — единичная встречаемость видов.

В составе диатомовых отмечены как планктонные, так и бентосные формы. На долю последних приходится 27 видов, что составляет 19% общего числа видов диатомовых водорослей. Почти все встреченные формы — морские. Из пресноводных и солоноватоводных зарегистрировано около 20 видов. Другие авторы также отмечают явное преобладание морских форм. В сборах с СП-1 П. И. Усачев (1949) обнаружил только три пресноводных вида: *Melosira granulata*, *M. italica* и *Fragilaria constricta*. Первые два — типичные представители фитопланктона рек и озер, а последние — микрофитобентоса пресноводных водоемов арктических земель и островов (Ширшов, 1935).

Из 148 видов диатомовых водорослей только 34 формы доминируют как по численности, так и по частоте встречаемости в пробах из различных районов СЛО. Такие виды, ответственные за массовое «цветение» во льду, Х. Гран (Gran, 1904), а за ним П. И. Усачев (1949) называли типичными криофилами. Их можно выделить отдельным списком:

Centrophyceae. *Chaetoceros karianus*, *Melosira arctica*, *Thalassiosira decipiens*, *T. nordenskiöldii*.

Pennatophyceae. *Diploneis litoralis*, *D. litoralis* var. *clathrata*, *Entomoneis alata*, *E. gigantea* var. *septentrionalis*, *E. kjelmannii*, *E. lineolata*, *E. paludosa*, *E. paludosa* var. *hyperborea*, *Fragilaria islandica*, *Gomphonema exiquum*, *Gyrosigma arcticum*, *Navicula algida*, *N. forcipata* var. *densestriata*, *N. gelida*, *N. glacialis*, *N. grunowii*, *N. kariana*, *N. kariana* var. *detersa*, *N. rotaeana*, *N. transitans*, *N. valida*, *N. vanhoeffenii*, *Nitzschia glacialis*, *N. frigida*, *N. longissima*, *N. polaris*, *Pinnularia quadratarea*, *P. quadratarea* var. *baltica*, *P. spitzbergensis*.

Критерием для выделения криофильной диатомовой флоры в отдельную экологическую группировку является то, что все перечисленные виды доминируют только во льду, где они образуют массовые скопления. Только 5 видов из них — *Melosira arctica*, *Thalassiosira nordenskiöldii*, *Fragilaria islandica*, *Nitzschia grunowii* и *Nitzschia frigida* — доминируют также в фитопланктоне и микрофитобентосе, а остальные 28 видов встречаются в последних наравне с другими водорослями в единичных экземплярах.

В своей коллекции Х. Гран (Gran, 1904) насчитал 23, а П. И. Усачев (1949) — 24 типичных криофила. Несмотря на большое число видов выделенной криофильной флоры, общими для коллекций Х. Грана, П. И. Усачева и автора являются только 9 форм: *Chaetoceros karianus*, *Melosira arctica*, *Entomoneis kjelmannii*, *Diploneis litoralis* var. *clathrata*, *Fragilaria islandica*, *Navicula gelida*, *N. transitans*, *N. valida*, *Nitzschia polaris*. Остальные криофилы, хотя и встречаются во всех обзорах у каждого автора, но либо являются массовыми у одних, либо редко встречаемыми в коллекциях других. Такую встречаемость криофилов, вероятно, можно объяснить «стратегией выживания» благоприятных для развития вида условий (термин Э. А. Зеликман, 1977), поскольку все выделенные криофильные водоросли являются массовыми формами в пробах каждого автора.

Как в собственной флористической коллекции, так и в коллекциях других авторов (Палибин, 1903—1906; Усачев, 1946; 1949; Gran, 1904; Meguro et al., 1966; Matheke, Horner, 1974 и др.), не было обнаружено ни одного эндемичного вида или таксона более высокого ранга. Все виды широко представлены в планктоне или бентосе аркто-бореальной фитогеографической области. Общность видового состава ледовой флоры с таковым фитопланктона АБ и АМ, а также микрофитобентоса АМ

(Бондарчук, 1970; Matheke, Horner, 1974) позволяет уверенно предполагать, что ледовая флора пополняется за счет поступления видов из воды (планктона) и со дна (бентоса). Следовательно, видовой состав водорослей льда будет зависеть от того, где он находится: в случае его нахождения на акватории АМ видовой состав ледовой флоры будет определяться планктонными и бентосными видами, а после выноса льда в центральные районы СЛО — уже только видовым составом фитопланктона.

4.2. Зооценоз

Цель данного раздела — дать характеристику всего фаунистического комплекса экосистемы. Обсуждение будет построено подобно схеме обсуждения ледовой флоры в предыдущем разделе: сначала фауна нижней поверхности льда, а затем его толщи. Этот раздел я начинаю с обзора арктического зоопланктона.

4.2.1. Зоопланктон

Его видовое разнообразие и закономерности вертикального распределения в настоящее время достаточно хорошо изучены благодаря многочисленным исследованиям (Sars, 1900; Ширшов, 1938; Богоров, 1946; Виркетис, 1957; 1959; Бродский, Никитин, 1955; Павштикс, 1977; 1980; Кособокова, 1981; Johnson, 1963; Grainger, 1965; Harding, 1966; Hughes, 1968 и др.). Необходимость анализа особенностей распределения арктического зоопланктона диктуется тем, что планктонные животные, мигрирующие в водной толще, достигая поверхности льда, могут включаться на некоторое время в состав ледового биоценоза, поэтому весьма существенно выявить собственно ледовые виды, постоянно обитающие на поверхности льда, и виды, появление которых у льда обусловлено вертикальными миграциями планктеров или действием других факторов.

Обзор проводится по материалам, собранным на СП-22 в 1975—1976 гг. и на СП-23 в 1977—1978 гг. (Кособокова, 1978; 1980; 1981; Мельников, Куликов, 1980).

Видовой состав. Всего идентифицировано 76 видов, относящихся к следующим группам (в скобках указано число видов в каждой группе): Copepoda (49), Amphipoda (8), Decapoda (1), Euphausiacea (1), Pteropoda (2), Polychaeta (2), Chaetognatha (3), Appendicularia (2). Доминируют ракообразные (60 видов), а среди них — копеподы (49 видов или 64% общей численности). Другие авторы также отмечали доминирование копепод в арктических водах (Богоров, 1946; Бродский, Никитин, 1955; Виркетис, 1957; Sars, 1900 и др.). Г. Хардинг (Harding, 1966), обрабатывавший зоопланктон из Центрального АБ (сборы на Т-3 в 1964 г.), дает близкое к нашим данным соотношение видов: Copepoda (45), Amphipoda (9), Decapoda (1), Chaetognatha (3), Pteropoda (2).

Из 76 идентифицированных в зоопланктоне видов (Кособокова, 1981) у поверхности льда встречены следующие виды животных (Мельников, Куликов, 1980):

Отр. Copepoda:

Calanus glacialis, *C. hyperboreus*, *Jaschnovia johnsoni**, *Lucicutia polaris*, *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, *Microsetella norvegica*, *Mormonilla polaris*, *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *O. notopus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Spinocalanus magnus*, *Tisbe furcata*.

* Новое название бывшего *Derjuginia tolli* (Линко, 1913), данное Е. Л. Мархасевой после ревизии рода (Мархасева, 1980).

Отр. Amphipoda.

Apherusa glacialis, *Cyclocaris guilelmi*, *Eusirus holmi*, *Parathemisto abyssorum*, *P. libellula*, *Pseudalibrotus glacialis*, *P. nanseni*.

Отр. Decapoda.

Hymenodora glacialis.

Отр. Ostracoda.

Boroecia maxima *.

Кл. Pteropoda.

Clione limacina, *Limacina helicina*.

Chaetognatha.

Eucrohnia hamata.

У копепод из 49 видов, встреченных в планктоне, на морской поверхности льда обнаружено только 14 или 28% всей численности. Здесь наиболее полно представлены другие группы: *Amphipoda* — 9 видов в планктоне, 8 — на льду (89%), далее соответственно: *Decapoda* — 100%, *Ostracoda* — 100, *Pteropoda* — 100 и *Chaetognatha* — 33%. Такое резкое уменьшение численности видов у копепод — от 49 видов в планктоне до 13 видов на льду — объясняется тем, что большинство представителей этой группы обитают на глубине — в атлантической и донной арктической водных массах, и животные этих видов, совершающие вертикальные миграции, не достигают поверхностных арктических вод и поверхности льда.

Вертикальное распределение. Копеподы *Jaschnovia johnsoni*, *Tisbe furcata*, *Microsetella norvegica*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis*, амфипода *Parathemisto abyssorum* и птеропода *Limacina helicina* населяют преимущественно поверхностную арктическую и промежуточную водные массы круглый год и глубже встречаются крайне редко. Другие виды, такие как *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, *Oncaea borealis*, совершают вертикальные миграции от глубин зимнего распределения вида в атлантической водной массе к поверхности. Копеподы *Spinocalanus magnus* и *Lucicutia polaris* отмечены на глубинах от 200—300 м до дна, а в вертикальных сетных ловах в поверхностных арктических и подповерхностных промежуточных водах не были пойманы.

Что касается амфипод, то по единичным находениям в сетных ловах трудно составить представление об особенностях их вертикального распределения. Так, *Cyclocaris guilelmi* отмечен отдельно в слоях 200—300 и 500—1000 м, *Eusirus holmi* — в слое 500—1000, *Parathemisto libellula* — 100—150, *P. abyssorum* — от 0 до 500—1000 м, а также, широко распространенные в арктобореальной области амфиподы, как *Pseudalibrotus glacialis*, *P. nanseni* и *Apherusa glacialis*, не отмечены ни в одном лове, хотя все три вида встречались у других авторов: *Apherusa glacialis* в слое 175—300 м (Harding, 1966; Dunbar, Harding, 1968), *Pseudalibrotus glacialis* и *P. nanseni* — в слоях 200—300 м (Кособокова, 1981). Аналогичные замечания можно сделать и в отношении *Hymenodora glacialis* (*Decapoda*), *Clione limacina* (*Pteropoda*), *Eucrohnia hamata* (*Chaetognatha*) и *Boroecia maxima* (*Ostracoda*). Все перечисленные виды имеют единичную встречаемость в ловах на различных горизонтах, начиная от поверхностной арктической и до верхней границы донной арктической водной массы (Мельников, Куликов, 1980).

Сезонные изменения. Особенности сезонных изменений возрастного состава и вертикального распределения подробно проанализированы на примере доминантов арктического зоопланктона *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis*, *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, *Oithona similis*, *Oncaea borealis* (Кособокова, 1981).

* В определении В. Г. Чавтур.

Общей чертой сезонных миграций всех перечисленных видов является увеличение численности животных у поверхности во время «цветения» фитопланктона. Возрастной состав у каждого вида неоднороден. I—II копеподиты зимуют преимущественно у поверхности, а III—V и самки — на глубине. Так, у *C. glacialis* I—II копеподиты практически все время держатся в поверхностной арктической, а III—VI — в промежуточной и верхних слоях атлантической водной массы. В июне начинается подъем последних, и численность этих копеподитов у поверхности возрастает. После осеннего опускания рачков на глубину их положение до марта — мая остается почти постоянным. Диапазоны глубин, занимаемые гемипопуляциями каждого вида различаются, как различаются и положения ядер гемипопуляций. На основании характера вертикального распределения перечисленных выше видов можно сделать вывод, что сезонные миграции совершают главным образом III—V копеподиты и самки. Максимальная протяженность сезонных вертикальных миграций копеподитов этих возрастных стадий, составляющих основу зимующего фонда, превышает, например у *C. glacialis* 150—200 м, а у *C. hyperboreus* — 1000—1200 м.

Суточные вертикальные миграции. Как известно, в высоких широтах полгода длится полярный день и полгода — полярная ночь. Год можно сравнить с сутками, в которых половина времени приходится на светлый период, а половина — на темный. Летом, между полуденной и полуночной высотами Солнца, различия небольшие, а следовательно, в течение астрономических суток наблюдаются небольшие различия в освещенности.

В настоящее время считается общепризнанной роль света в явлениях суточных вертикальных миграций (Виноградов, 1968). В этой связи было важно выяснить природу этого явления в арктических широтах, где суточные ритмы «свет — темнота» в полярный день выражены не ярко, а в полярную ночь — полностью отсутствуют. Опубликованные в литературе данные по суточным миграциям зоопланктона высоких широт (Богоров, 1938; Яшнов, 1940; Digby, 1961) были получены авторами для пространств воды, не занятых морскими льдами, и в основном в условиях полярного дня. Что касается данных по АБ, воды которого постоянно заняты дрейфующими льдами, то таких сведений в литературе не имеется.

Наблюдения были выполнены на СП-22 летом — осенью — зимой 1975 г. и весной 1976 г. (Мельников, 1976). Было рассмотрено вертикальное распределение возрастных стадий массовых видов зоопланктона на всех станциях. Получены следующие результаты.

Calanus hyperboreus, *Microcalanus rugmaeus*, *Oncaea borealis* не совершают суточных вертикальных миграций. Вывод справедлив как для взрослых особей, так и для молоди этих видов.

У *C. glacialis*, как было показано выше, I—II копеподиты постоянно обитают у поверхности, а III—V и взрослые самки — на глубине. Летом последние поднимаются к поверхности. Суточного ритма в распределении по глубине не было обнаружено ни у одной копеподитной стадии. У самок этого вида перераспределение по глубине имело ритмичный характер только осенью, в период смены дня и ночи. Амплитуда миграций составила 60 м. В полный полярный день и полную полярную ночь миграции не наблюдаются.

Таким образом, можно заключить, что суточные вертикальные миграции, столь типичные для планктона умеренных, тропических и экваториальных широт (Виноградов, 1968), в Арктике теряют свое значение, и важное место в вертикальном перераспределении планктона в этих широтах приобретают сезонные миграции. Именно последние являются причиной появления планктеров в составе фауны морской поверхности льда, к рассмотрению которой автор приступает.

4.2.2. Ледовая фауна

4.2.2.1. Криопелагическая фауна

Цель данного раздела — показать качественный и количественный состав и структуру популяций животных, обитающих на нижней поверхности льда. Здесь будут рассмотрены видовой состав, экологические группировки, распределение и поведение массовых видов.

До недавнего времени основные представления о криопелагической фауне были основаны главным образом на материалах, получаемых с помощью ловушек (Barnard, 1959; George, Allen, 1970). Сборы фауны ловушками на приманку страдают одним серьезным недостатком, о котором говорят сами авторы, применявшие это орудие лова: в ловушки попадают только хищники, фильтраторы же на приманку не идут (Barnard, 1959). Отсюда, как следствие, недооценка качественного состава фауны и, кроме того, неопределенность ее количественного распределения на поверхности льда, поскольку неизвестно, с какой площади и все ли животные собираются в ловушку. Достаточно сказать, что только три амфиподы — *Gammarus wilkitzkii*, *Apherusa glacialis* и *Pseudalibrotus nanseni* — попадались в ловушки. Об их количестве судили из предположения, что животные идут на приманку с площади, охватываемой радиусом 10 м за время экспозиции 3—4 ч.

Понятно, что такой подход далеко необъективен, поэтому в данном исследовании был применен совершенно иной методический подход.

Сбор фауны проводили непосредственно подо льдом во время водозлазных погружений. Горизонтальные ловы на 0-горизонте контролировались, во-первых, горизонтальными ловами на глубине 5 м и, во-вторых, вертикальными сетными ловами планктона для учета влияния последнего на состав криопелагической фауны.

Видовой состав. В собранных пробах у морской поверхности льда встречены следующие виды животных:

Тип Protozoa

Кл. *Sarcodina*. *Globigerina* sp., *Radiolaria* sp.

Тип Mollusca

Кл. *Pteropoda*. *Clione limacina*, *Limacina helicina*.

Тип Annelidae

Кл. *Polychaeta*. *Antinoella sarsi*.

Тип Arthropoda

Отр. *Ostracoda*. *Boroecia maxima*.

Отр. *Copepoda*.

II/отр. *Calanoida*. *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Cyclopina schneideri*, *Jaschnovia johnsoni*, *Lucicutia polaris*, *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, *Pseudocalanus elongatus*, *P. minutus*, *Spinocalanus magnus*.

II/отр. *Cyclopoida*. *Mormonilla polaris*, *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *O. notopus*.

II/отр. *Harpacticoida*. *Ectinosoma* sp., *Harpacticus superflexus*, *Microsetella norvegica*, *Tisbe furcata*.

Отр. *Mysidacea*. *Mysis polaris*.

Отр. *Isopoda*. *Dajus mysidis*, *Phryxus abdominalis*.

Отр. *Amphipoda*. *Anonyx nugax*, *Apherusa glacialis*, *Cyclocaris guillemi*, *Eusirus holmi*, *Gammarus wilkitzkii*, *Gammaracanthus loricatus*, *Metopa* af. *wiesei*, *Neupleustes* sp., *Parathemisto abyssorum*, *P. libellula*, *Pseudalibrotus glacialis*, *P. nanseni*, *Sympleutes puechellus*, *Weyprechtia pinguis*.

Отр. Decapoda. Eualus gaimardi belcheri.

Тип Chaetognatha.

Eukrohnia hamata.

Тип Chordata

Кл. Appendicularia, Fritillaria borealis.

Кл. Osteichthyes

Отр. Cadiformes. Arctogadus glacialis, Boreogadus saida.

Отр. Scorpaeniformes. Liparis koefoedi.

Всего идентифицировано 48 видов, относящихся к следующим группам: Foraminifera, Radiolaria, Pteropoda, Polychaeta, Ostracoda, Copepoda, Mysidaceae, Isopoda, Amphipoda, Decapoda, Chaetognatha, Appendicularia, Osteichthyes.

38 видов или 81 % численности всех встреченных видов приходится на тип Arthropoda, среди них доминируют копеподы (18 видов) и амфиподы (14 видов). Другие группы представлены 1—2 видами. Доминирование ракообразных среди животных, обитающих на нижней поверхности морских арктических и антарктических льдов, отмечали также другие авторы (Грузов и др., 1967; Mohr, 1959; Barnard, 1959; Apollonio, 1961; Peckham, 1964; Ray, 1966 и др.). Примечательно то, что экологические ниши в обеих полярных зонах были всегда заняты одними и теми же «исполнителями» (термин Л. А. Зенкевича) в основном ракообразными. Этот факт, как отметили А. П. Андрияшев и Е. Н. Грузов, является хорошим примером биополярности сообществ, образующихся независимо друг от друга под влиянием сходных условий существования (Андрияшев, Грузов, 1974).

За исключением двух летних месяцев (июль — август), в течение всего года количество видов остается почти на одном уровне — 18—22 (рис. 22). Увеличение числа видов летом (32) происходит, как будет показано ниже, вследствие подъема животных, совершающих сезонные миграции с глубины к поверхности льда. Однако качественный и количественный состав фауны в течение года изменялся. Было замечено, что отдельные виды постоянно встречались на (или у) поверхности льда круглый год, причем встречались как молодь, так и взрослые особи.

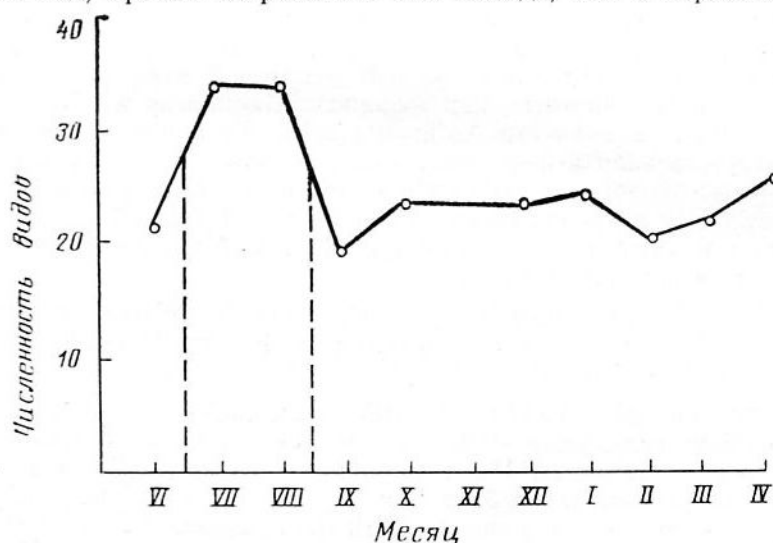


Рис. 22. Численность видов криопелагической фауны на нижней поверхности льда (СП-23 в июне — октябре 1977 г. и на СП-22 в декабре 1979 г. — апреле 1980 г.). Пунктирные линии соответствуют времени сезонных вертикальных миграций планктонных животных, поднимающихся с глубины к поверхности льда и затем опускающихся обратно).

У других видов наблюдалась единичная встречаемость в течение большей части года, но в определенное время численность особей у льда резко возрастала, а затем снова падала. Максимумы численности у последних не совпадали. Постоянная встречаемость некоторых видов только в пробах, собранных на поверхности льда, и их отсутствие в пробах, полученных при горизонтальных контрольных ловах на глубине 5 м и вертикальных сетных ловах планктона от поверхности льда до дна, дают основание разделить фауну на две экологические группировки: автохтонную (облигатную), постоянно обитающую на поверхности льда, и аллохтонную (факультативную), 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 или редкая встречаемость особей этих видов в планктоне; 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; 2) встречаемость видов на глубине.

Помимо видов, составляющих две указанные группировки, у поверхности льда в разное время года неоднократно отмечалось появление единичных типичных зоопланктеров. Эту группу видов можно рассматривать как группу случайных видов, появление которых у льда вызвано действием одного или совокупности факторов (гидродинамического, географического и др.).

Автохтонная фауна. К ней отнесены следующие виды: амфиподы *Apherusa glacialis*, *Gammarus wilkitzkii*, *Gammaranthus loricatus*, *Metopa af. wiesci*, *Neupleustes* sp., *Pseudalibrotus nanseni*, мизиды *Mysis polaris*, копеподы *Tisbe furcata*, *Jaschnovia johnsoni*, полихета *Antinoella sarsi* и рыбы *Boreogadus saida*, *Arctogadus glacialis* (всего 12 видов). Сезонное изменение численности этих видов (% общего числа животных) показано на рис. 23. На графике не представлены данные по рыбам. Учитывать численность последних представляло особые трудности, так как в момент лова рыбы избегали сачка, прячась в расщелинах между кристаллами льда. В некоторой мере это замечание касается и таких животных, как амфипода *Gammarus wilkitzkii*, мизиды *Mysis polaris* и полихета *Antinoella sarsi*. Хотя перечисленные животные отсутствовали в некоторых ловах по поверхности льда, они были включены в экологическую группировку автохтонной фауны, поскольку их отсутствие в пробах было вызвано высокой подвижностью. Вместе с тем, в момент лова их постоянно можно было наблюдать среди кристаллов на поверхности льда.

Данные, представленные на рис. 23, отражают общий характер изменения численности животных автохтонной фауны. Рассмотрим теперь ее представителей в отдельности.

Apherusa glacialis. Самый массовый и наиболее часто встречающийся вид среди амфипод, отмеченных на поверхности льда летом и зимой. Летом из 182 экз. пойманы на льду 172, а зимой из 15466 экз. встречены на глубине 5 м только 64 экз. Таким образом, 95—99% численности популяции *A. glacialis* связано с поверхностью льда. В собственных вертикальных сетных сборах не отмечен. Известно только два нахождения аферузы на глубине: Г. Хардинг приводит этот вид в списке фауны для слоя 175—300 м в восточном секторе АБ (Harding, 1966). Е. А. Павшникс (1980) отмечала молодь *A. glacialis* для поверхностного слоя по сборам на СП-20 (Канадский сектор Арктики).

Среди просмотренных аферуз, пойманных летом, не обнаружено ни одной половозрелой особи. Видимо, летом животные откармливаются и растут, а с наступлением темного периода происходит их размножение. В пробах, собранных зимой, были найдены самки с признаками вынашивания яиц или молоди. Выход молоди из марсупиума происходит ранней весной (в марте), на это указывает резкое увеличение молодых, недавно покинувших самку особей длиной 1,9—5,0 мм.

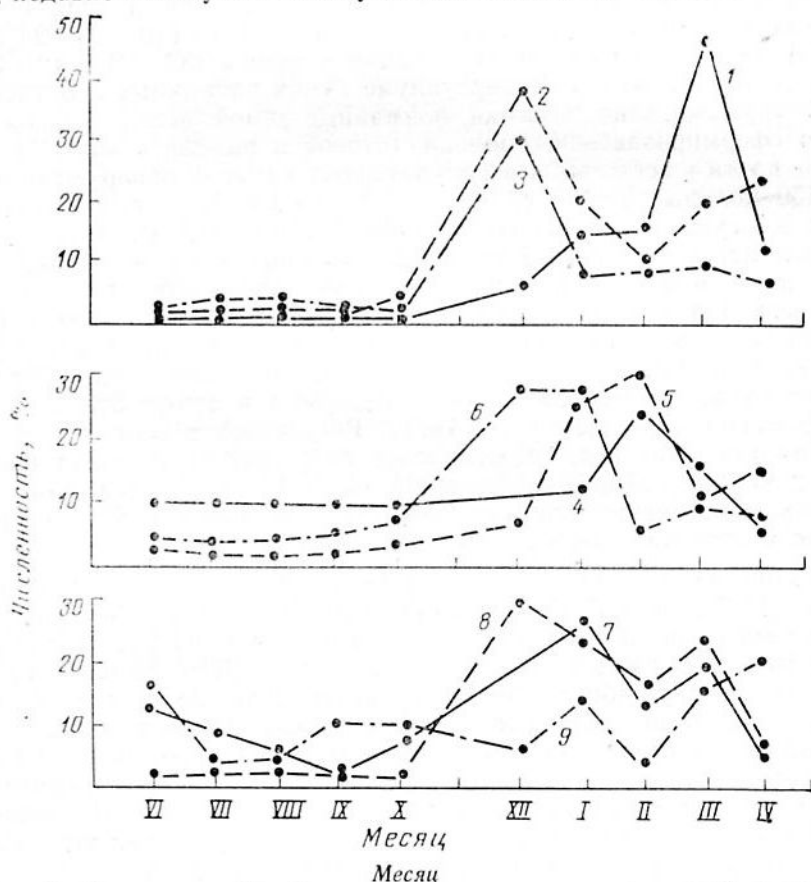


Рис. 23. Численность (% общего числа животных каждого вида) автохтонной криопелагической фауны под 1 м² многолетнего льда (СП-23, лето 1977 г., СП-22, зима 1979/80 г.):

1 — *Apherusa glacialis*; 2 — *Gammarus wilkitzkii*; 3 — *Gammaracanthus loricatus*; 4 — *Metopa* af. *wiesei*; 5 — *Neopleustes* sp.; 6 — *Pseudalibrotus nansenii*; 7 — *Mysis polaris*; 8 — *Tisbe furcata*; 9 — *Jaschnovia johnsoni*.

В результате анализа размерного состава популяции *A. glacialis* были выделены две размерные группировки: неполовозрелые особи длиной 1,9—6,0 мм (первый год жизни) и годовалые самцы (6—10 мм) и самки (5,5—13,0 мм) с различной степенью развития инкубаторных пластинок. Продолжительность жизни особей, по полученным данным, составляет около двух лет (Куликов, 1980), а по данным И. В. Бушуйевой (1977), — около года (для аферуз с шельфа Земли Франца-Иосифа). *A. glacialis* — самый массовый вид среди ракообразных, встречаемых в горизонтальных ловах с нижней поверхности льда в АБ. Этот вид отмечен как руководящая форма в составе ледового биоценоза верхней сублиторали на шельфе Земли Франца-Иосифа (Голиков, Аверинцев, 1977), а также на мелководье в планктоне среди о-вов Канадского архипелага (Dunbar, Aegeman, 1980). Атлантическо-бореально-арктический вид, имеющий в Арктике циркумполярное распространение.

Gammarus wilkitzkii. Летом из 25 экз. 23 поймано на поверхности льда, а зимой соответственно из 352 — 319, т. е. 91—92% численности популяции *G. wilkitzkii* обитает на льду. Здесь встречались молодь, неполовозрелые и взрослые особи этого вида круглый год. В вертикальных сетных ловах не отмечен.

Анализ размерного состава популяции показал следующее. Встречаются три размерные группы: неполовозрелые особи длиной 4—16 мм (первый год развития), половозрелые самки и самцы (23—26 и 28—35 мм) на втором году жизни и самки и самцы (32—33 и 42—46 мм) на третьем году жизни. В марсупиуме самок, пойманных в октябре, были обнаружены яйца, а самки, пойманные зимой, несли большое количество сформировавшейся молоди, готовой к выходу в воду, причем в апреле почти у всех самок в инкубаторных камерах обнаружено в среднем 150 молодых особей размером 2,2—2,5 мм. Массовый выход молоди из марсупиума происходит в апреле — мае. На основании размерного состава популяции *G. wilkitzkii* продолжительность жизни особей этого вида может быть принята равной приблизительно трем годам (Куликов, 1980), что соответствует данным Н. Л. Цветковой (1977), полученным для этого рачка с сублиторали шельфа Земли Франца-Иосифа. *G. wilkitzkii* — высокобореально-арктический вид. Отмечен в составе ледового биоценоза у о-ва Рудольфа в арх-ге Земли Франца-Иосифа (Голиков, Аверинцев, 1977). Встречался в сборах ловушками на приманку (Barnard, 1959) и ловах со стенок лунки на станции Т-3 (George, Allen, 1970) в центральной части АБ. Е. А. Павштикс (1980) отмечает этот вид по планктонным ловам на станции СП-20, дрейфовавшей в восточном секторе АБ.

Gammaracanthus loricatus s. Из 90 всех пойманных в июле — октябре 1977 г. на СП-23, в декабре 1979 г. — апреле 1980 г. на СП-22, марте 1980 г. на СП-24 и марте — апреле 1981 г. на СП-22 только три особи были обнаружены на глубине 5 м, т. е. 97% численности популяции *G. loricatus* обитает на поверхности льда. Здесь встречены как молодь, так и половозрелые самцы и самки. Максимум численности популяции приходится на зимние месяцы, когда происходит выход молоди в воду. Анализ размерного состава показывает, что имеются три группы неполовозрелых форм: 5—8, 14—23 и 27—34 мм. Половозрелые самцы и самки достигают размеров 40 мм. На основании этих данных, продолжительность жизни особей *G. loricatus* может быть принята равной трем годам.

В вертикальных сетных ловах не встречался. Отмечен в сборах ловушками на приманку на станции Т-3 во время ее дрейфа в Канадском секторе АБ в 1953—1955 гг. (Barnard, 1959). Встречался в прибрежных водах арктических морей (Shoemaker, 1955). Распространение циркумполярное; арктический, субарктический вид.

Metopa sp., aff. *wiesei*. Из 86 пойманных особей только три особи обнаружены на горизонте 5 м, т. е. около 96% численности популяции этого вида обитает на поверхности льда. Здесь встречены молодь, половозрелые самцы и самки. Размножение вида происходит зимой (январь — март), так как в это время наблюдается увеличение численности молоди размером 1,5—2,5 мм. В вертикальных сетных сборах не отмечен. В связи с недостаточной систематической определенностью этого вида говорить об его географическом распространении не представляется возможным.

Neopleustes sp. Точно идентифицировать этот вид не удалось. Взрослые особи обоих полов и частично молодь встречаются летом и главным образом на поверхности льда: из 39 особей только одна была поймана в горизонтальном лове на 5 м. Летом не встречены половозре-

лые особи. Зимой, в январе — марте, появляются самки, несущие в марсупиуме яйца и молодь. Выход последней в воду происходит весной (апрель).

Выявлены следующие размерные группы в популяции *Neopleustes* sp.: молодь 1,0—1,5 мм и 2,0—4,0 мм (первый год жизни) и взрослые самки и самцы 4,0—4,5 мм (второй год жизни). Продолжительность развития оценивается в два года.

В связи с таксомической неопределенностью *Neopleustes* sp., судить о его географическом распространении можно только по собственным наблюдениям. Во-первых, в вертикальных сетных ловах этот вид отсутствовал. Во-вторых, он встречался в горизонтальных ловах по поверхности льда в апреле 1978 г. (СП-23), в марте 1980 г. (СП-24) и в апреле 1980 г. (СП-22). Поскольку все находжения этого вида дискретны в пространственно-временном масштабе бассейна, можно предполагать о его циркумполярном распределении в СЛО.

Parathemisto libellula. Этот вид занимает свое положение среди автохтонной фауны. Дело в том, что он хорошо известен как типичный планктер. Г. Хардинг (Harding, 1966) находил его на станции Т-3 во время ее дрейфа в Канадском секторе АБ в слоях 100—175 и 175—300 м. Е. А. Павштикс (1980) отмечает этот вид для поверхностных арктических вод в различных районах АБ, а Д. Барнард (Barnard, 1959) — до глубин 500—600 м. В собственных вертикальных сетных ловах был обнаружен только один экземпляр *P. libellula* в слое 100—150 м в августе 1977 г. на СП-23 (Мельников, Куликов, 1980). Тогда же этот вид неоднократно встречали в горизонтальных ловах на 5 м: из 19 экз. *P. libellula*, пойманных летом 1977 г., на поверхности льда, было встречено только 4 экз., а зимой 1979—1980 гг. на СП-22 из 122 экз. — только 2 экз. соответственно.

Несмотря на встречаемость в планктоне, *P. libellula* введена в группу автохтонной фауны. Основанием для этого послужили следующие факты.

Наблюдениями во время водолазных работ установлено, что как в полярный день (лето 1977 г. на СП-23), так и в полярную ночь (зима 1979—1980 гг. на СП-22) *P. libellula* образует стайные скопления (Мельников, 1984б), причем скопления этого вида постоянно встречаются в непосредственной близости ото льда на протяжении всего года. Именно такое поведение амфиподы было причиной того, что ее не удавалось часто ловить в горизонтальных сборах по поверхности льда. Животные обильно попадались в сачок тогда, когда лов проходил сквозь стаю и, естественно, они отсутствовали, когда направление лова несовпадало с ее положением подо льдом в данный момент. И хотя *P. libellula* в большинстве горизонтальных ловов на О-горизонте отсутствовала, всякий раз можно было наблюдать одну-две стаи в пределах видимости под водой среди макрорельефа поверхности льда. Поскольку стаи держатся в пределах «гидродинамической тени», расселение отдельных особей по поверхности льда, вероятно, редко, отсюда — редкая встречаемость *P. libellula* на О-горизонте. И, напротив, с глубиной скорость подледного течения возрастает (Ширшов, 1938; Беляков, 1974), а следовательно, возрастает вероятность разрушения стаи и расселения отдельных особей по глубине, что, по-видимому, является причиной большего попадания особей *P. libellula* на горизонте 5 м, чем на О-горизонте.

Контрольные ловы непосредственно из скоплений *P. libellula* показали, что стаи образуют взрослые особи этого вида, причем любопытно, что они «разнополые»: каждую стаю формируют либо самки, либо самцы. Размножение животных этого вида происходит, вероятно, в марте, так как в это время отмечено резкое увеличение молодежи, встречающейся на поверхности льда вне стай.

Pseudalibrotus nanseni. Наряду с *Apherusa glacialis* и *G. wilkitzkii*, *P. nanseni* — один из самых распространенных, массовых видов среди амфипод, встречающихся подо льдом. Из 414 экз., пойманных во все сезоны на станциях СП-22, 23 и 24, только 12 особей были встречены в горизонтальных ловах на 5 м, т. е. 97% численности популяции этого вида связано со льдом. В вертикальных сетных ловах отсутствовал (Мельников, Куликов, 1980). У льда обитают особи всех возрастных стадий и полов. Среди молоди встречаются две размерные группы: 4,5—7,5 и 10—14 мм. Половозрелые особи достигают размеров 18—20 мм. На этом основании можно предполагать, что продолжительность жизни амфиподы можно оценить около двух лет. Размножение происходит в январе: на этот месяц приходится максимальная численность молоди минимальных размеров (около 4,5—5 мм).

Этот вид преобладал в сборах ловушками на приманку в зимнее время на СП-22 (ноябрь 1975 г., декабрь 1979 г. — апрель 1980 г.), а также на СП-23 (апрель 1978 г.) и на СП-24 (март — апрель 1980 г.). Д. Барнард, а также Р. Георг и П. Аллен в своих исследованиях на станции Т-3 во время ее дрейфа в Канадском секторе АБ отмечали *P. nanseni* как один из массовых видов среди животных, попадавшихся в ловушки на приманку зимой 1953, 1955 гг. (Barnard, 1959) и зимой 1970 г. (George, Allen, 1970). Помимо находжений в пелагиали бассейна, этот вид встречается на шельфе арктических морей.

Mysis polaris. Летом из 96, а зимой из 126 особей на поверхности льда встречено соответственно 86 и 120 особей, т. е. 90—95% всей численности популяции *M. polaris* связано со льдом. Здесь встречены рачки обоих полов и всех возрастных стадий. В вертикальных сетных ловах этот вид не обнаружен.

Анализ размерного состава летней популяции показал, что в пробах присутствуют три размерные группировки этого вида: неполовозрелые особи длиной 4,5—5,5 мм (первый год жизни), 12—17 мм (второй год жизни), а также самки и самцы длиной 23—29 и 23 мм соответственно (третий год жизни). Размерный состав животных этого вида зимой иной: неполовозрелые особи имеют длину 8,0—12,0 и 16—20 мм. Размеры самок и самцов сохраняются. На основании этих данных можно видеть, что летняя группа (4,5—5,5 мм) подрастает за зиму и переходит в размерную группу 8,0—12,0 мм, а вторая (12—17 мм) — в группу 16—20 мм. Таким образом, продолжительность жизни особей *M. polaris*, вероятно, близка к трем годам (Куликов, 1980). Самки носят молодь всю зиму: в пробах, собранных в январе — марте, у самок в зародышевой сумке были обнаружены яйца и сформировавшаяся молодь длиной 1,5 мм. Выход последней в воду происходит, вероятно, в мае — июне, так как в июле в воде встречаются особи с самым минимальным размером тела — около 2 мм.

Помимо нахождения в АБ, этот вид найден у побережья Аляски и в Карском море (Holmquist, 1959). Вероятно, имеет циркумполярное распространение.

Tisbe furcata. В среднем на лов из 95 экз., пойманных летом, и 433 экз., пойманных зимой, соответственно в горизонтальных ловах на глубине 5 м встречено 9 и 22 экз., т. е. 90—95% численности популяции *T. furcata* обитает на(или у) поверхности льда круглый год. Здесь встречены как копепоидиты, так и половозрелые особи. В вертикальных ловах иногда встречался в слое 0—25 м (Мельников, Куликов, 1980). В планктоне этот вид отмечали еще два автора (Кособокова, 1981; Мипода, 1967), в планктонных сборах других (Ширшов, 1944; Богоров, 1946; Бродский, Никитин, 1955; Sars, 1900; Johnson, 1963; Grainger, 1965 и др.) *T. furcata* не обнаружена. Как показали собственные наблюдения этот вид приурочен к обитанию в узком слое вода — лед, поэтому он введен в данную экологическую группировку.

Jaschnovia johnsoni. 95% особей этого вида, пойманных летом, и 96% — зимой, обнаружены на поверхности льда. В горизонтальных ловах на 5 м встречались в основном единичные копеподиты. В вертикальных сетных ловах не отмечен (Мельников, Куликов, 1980). Для вод центральной части АБ известны находения этого вида в слое 0—25 м (Бродский, Никитин, 1955; Johnson, 1963; Harding, 1966; Minoda, 1967; Кособокова, 1981). Можно предполагать, что *J. johnsoni*, как и *T. furcata*, обитает в слое воды, контактирующей со льдом. Здесь круглый год встречаются взрослые особи и все копеподитные стадии этого вида, поэтому его уверенно можно отнести к автохтонам ледовой фауны. Вид найден также в водах АМ, морях Восточно-Сибирском, Лаптевых и Белом (Яшнов, 1940; Мархасева, 1980). Широко распространенный циркумполярный вид.

Antinoella sarsi. Эта полихета встречалась только среди кристаллов на поверхности льда и ни разу не была обнаружена ни в горизонтальных сборах на 5 м, ни в вертикальных сетных ловах. К сожалению, о биологии этого вида известно мало, поэтому о его распределении подо льдом будем судить по встречаемости взрослых особей. Численность *A. sarsi* в зимних пробах была выше, чем в летних. В первом случае численность составляла в среднем 3 экз/м², а в последнем — 1 экз/м². *A. sarsi* — широко распространенный бореально-арктический вид. Часто встречается на илисто-песчаных и каменистых грунтах верхней сублиторали АМ (Голиков, Аверинцев, 1977).

Arctogadus glacialis и *Boreogadus saida*. При описании криофауны биоценоза, связанного с антарктическим припайным льдом (Андряшев, 1967; Андряшев, Грузов, 1974), к типичным криопелагическим рыбам были отнесены мальки большого широколобика (*Pagothenia borchgrevinski*) и трематом-гонца (*Trematomus newnesi*). Массовые скопления этих рыб неоднократно наблюдали под припайными льдами в различных районах Антарктиды. С дрейфующим антарктическим льдом связана жизнь малого широколобика (*Pagothenia brachysoma*). В АБ эта экологическая ниша в криопелагическом биоценозе занята двумя видами тресковых рыб: сайкой (*B. saida*) и ледовой, или черной, треской (*A. glacialis*). Оба вида были включены в состав автохтонной фауны, поскольку их жизненный цикл полностью связан с поверхностью льда. Все рыбы (около 100 экз.) были пойманы на всех станциях в разное время года (полярные день и ночь) непосредственно среди кристаллов на нижней поверхности льда, где они находились по одиночке или в стаях. Здесь встречены особи обоих полов и всех возрастных стадий (Андряшев и др., 1980). Их поведение имеет общие черты: они активно передвигаются подо льдом или неподвижно стоят в расщелинах; при попытках поймать их рыбы прячутся в лабиринтах нижней поверхности. Анализ содержимого желудков *A. glacialis*, и *B. saida*, выполненный Н. Л. Цветковой (цит. по Андряшеву и др., 1980), показал, что в рацион рыб этих видов входят главным образом ракообразные (*Gammarus wilkitzkii*, *Apherusa glacialis*, *Pseudalibrotus nansenii*, *Parathemisto libellula* и др.), т. е. животные, входящие в состав криопелагического биоценоза.

Все перечисленные виды автохтонной фауны, описанные по сборам в полярный день (СП-23, 1977 г.) и в полярную ночь (СП-22, 1980), были повторно обнаружены на этих же станциях: спустя полгода на СП-23 в апреле 1978 г. и через год на СП-22 в апреле 1981 г. (Мельников, 1989). Сборы криофауны, проведенные в марте 1980 г. на СП-24 (87° с. ш.) параллельно сборам в марте этого же года на СП-22 (80° с. ш.), показали, что все компоненты автохтонной фауны сохраняются. Это дает основание судить о стабильности популяций этих видов в пространственно-временном масштабе бассейна и их постоянной биотопической связи с нижней поверхностью льда.

Аллохтонная фауна. В эту экологическую группировку входят главным образом копеподы: *Calanus glacialis*, *Cyclopina schneideri*, *Harpacticus superflexus*, *Microcalanus pygmaeus*, *Microsetella norvegica*, *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus*, *P. elongatus*. Всего 9 видов. Распределение численности копепод (% общего числа животных каждого вида) представлено на рис. 24.

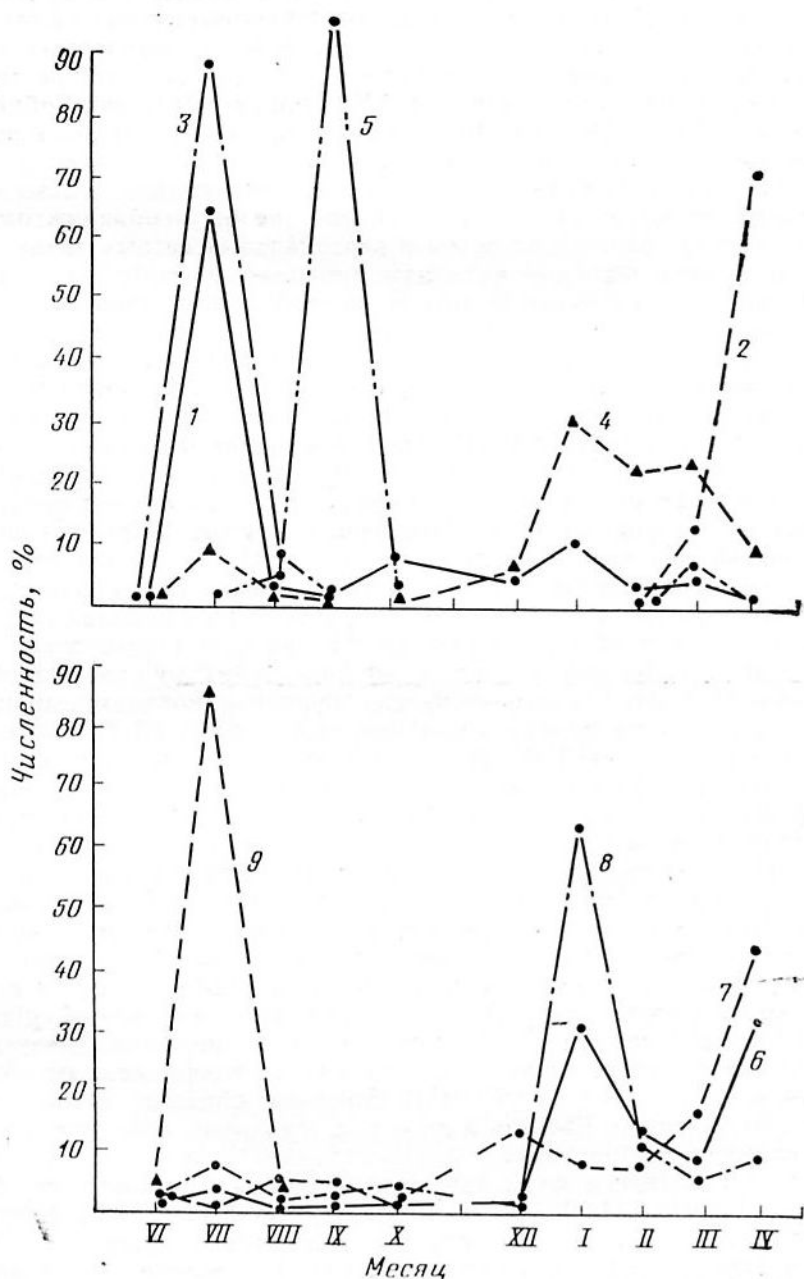


Рис. 24. Сезонные изменения численности (% общего числа особей каждого вида) аллохтонной криопелагической фауны под 1 м² многолетнего льда (СП-23, лето 1977 г.; СП-22, зима 1979/80 г.):

1 — *Calanus glacialis*; 2 — *Cyclopina schneideri*; 3 — *Harpacticus superflexus*; 4 — *Microcalanus pygmaeus*; 5 — *Microsetella norvegica*; 6 — *Oithona similis*; 7 — *Oncaea borealis*; 8 — *Pseudocalanus minutus*; 9 — *P. elongatus*.

Прежде всего следует отметить, что все перечисленные копеподы — типичные представители арктического зоопланктона. Так, *C. glacialis*, *M. pygmaeus*, *O. similis*, *O. borealis* и *P. elongatus* встречаются до нижней, а *P. minutus* — до верхней границы атлантической водной массы; *C. schneideri*, *H. superflexus* и *M. porvegica* — в поверхностной арктической и промежуточной водных массах. Как было показано (Кособокова, 1978), арктический зоопланктон, в отличие от планктона умеренных, тропических и экваториальных широт, не совершает суточных вертикальных миграций, поэтому появление этих видов у поверхности льда вызвано сезонными миграциями животных. Их появление у льда происходит неодновременно: максимумы численности популяции не совпадают (см. рис. 24). Так, *C. glacialis*, *H. superflexus* поднимаются в июле, *M. porvegica* — в сентябре, *M. pygmaeus*, *P. minutus* — в январе, а *O. similis*, *O. borealis* и *C. schneideri* — в апреле. Увеличение численности копепод связано с размножением животных: все пики максимальной численности популяций каждого вида соответствуют максимумам численности I—II-копеподитов.

Время пребывания животных у льда нельзя определить одной конкретной величиной. Дело в том, что возрастной состав их популяций неоднороден. К. Н. Кособокова (1981) показала, что у *C. glacialis*, *M. pygmaeus*, *O. similis*, *O. borealis* I—II-копеподиты обитают преимущественно в поверхностной, а III—VI — в промежуточной и атлантической водных массах и сезонные миграции совершают главным образом III—V-копеподиты и самки. Отсюда следует, что время пребывания гемипопуляций каждого вида на определенной глубине различается: старшие возрастные группы остаются у льда меньше, чем молодь. Так как вертикальные сетные ловы дают интегральную картину распределения животных, то по лову в слое 0—25 м трудно судить об их распределении и времени пребывания у поверхности льда, поэтому горизонтальные сборы фауны на горизонтах 0 и 5 м позволяют дополнить представление о структуре популяций этих копепод.

На примере *C. glacialis* показано (Мельников, Куликов, 1980), что II—V-копеподиты и взрослые самцы и самки обитают вместе у поверхности льда около 2 мес (июль — август). Затем (сентябрь — октябрь) V-копеподиты и взрослые особи в ловах на горизонтах 0 и 5 м больше не встречаются, что позволяет судить о начале обратной вертикальной миграции этого вида: в это время у льда остаются только II—IV-копеподиты, а зимой (декабрь — февраль) — II—III-копеподиты. Последние остаются у поверхности льда до начала марта, а затем в ловах на О-горизонте больше не встречаются, но они в это же время встречаются в ловах на горизонте 5 м. Из этого следует, что по мере роста животные постепенно «переселяются» с поверхности льда на глубину.

Таким образом, время пребывания гемипопуляций *C. glacialis* на поверхности льда можно оценить: V—VI-копеподитов — 2 мес, IV — 4 мес, а II—III-копеподитов — около 7 мес. Остальное время года гемипопуляции этого вида проводят в диапазоне глубин от поверхностной арктической до нижней границы атлантической водной массы. Поскольку у других планктеров (*M. pygmaeus*, *O. similis*, *O. borealis*) распределение возрастных групп по глубине подобно таковому у *C. glacialis* (Кособокова, 1981), то можно предполагать, что у них, как и у других представителей аллохтонной экологической группировки, время пребывания копеподитов и взрослых особей у поверхности льда также будет различаться.

Ксенокриобионтные виды. К этой экологической группировке отнесены те виды, которые встречены у поверхности льда несколько раз в год и в их появлении нет определенной закономерности: простейшие *Globigerina* sp., *Radiolaria* sp., крылоногие моллюски *Clione limacina*, *Limacina helicina*, остракода *Voroezia maxima*, копеподы *Calanus hyper-*

boreus, *Lucicutia polaris*, *Metridia longa*, *Spinocalanus magnus*, *Mormonilla polaris*, *Oncaea notopus*, *Ectinosoma* sp., изопода *Phryxus abdominalis*, амфиподы *Anonyx nuxax*, *Cyclocaris guilelmi*, *Eusirus holmi*, *Parathemisto abyssorum*, *Pseudalibrotus glacialis*, *Sympleutes pulchellus*, *Weyprechtia pinguis*, хетогната *Eukronia hamata*, аппендикулярия *Fritillaria borealis* и рыба *Liparis koefoedii*. Всего 23 вида.

Их появление у льда определяют следующие факторы.

1. Географический. Во время дрейфа станции СП-23 в 1977 г. в Восточно-Сибирском море над глубинами 150—200 м в лунке ловушками на приманку вместе с животными автохтонной фауны были пойманы амфиподы *Anonyx nuxax*, *Weyprechtia pinguis*, *Cyclocaris guilelmi* и декапода *Eualus gaimardi belcheri* (Мельников, Куликов, 1980). Одновременно перечисленные животные встречались и в горизонтальных ловах на льду, однако после выноса льдины в АБ эти виды больше не встречались. Видимо, эти массовые на шельфе арктических морей аркто-бореальные виды (Бушуева, 1977) достигают поверхности льда только тогда, когда он находится над небольшими глубинами, и они покидают лед, когда его выносит с шельфа в глубоководную часть бассейна.

2. Гидродинамический. *Globigerina* sp., *Radiolaria* sp., *Eukronia hamata*, *Clione limacina*, *Limacina helicina*, *Boreocia maxima*, *Fritillaria borealis* распределены в водах АБ от поверхностной арктической водной массы до 2000 м. Единичные, не имеющие никакой цикличности, появления этих видов у поверхности льда вызваны, вероятно, вертикальной конвекцией вод. Их появление было особенно заметно после резкой смены направления дрейфа ледовых полей, когда происходит интенсивное перемешивание поверхностных вод подо льдом. Вероятно, в этот момент отдельные особи, попадая к поверхности льда, оказываются между неровностями макрорельефа в гидродинамически спокойных зонах, где они остаются некоторое время. Во время водолазных подледных работ, когда погружения совпадали или следовали сразу же за сильным дрейфом, часто можно было наблюдать крылоногих моллюсков *C. limacina* и *L. helicina*, отдельные особи которых «застревали» между кристаллами на нижней поверхности льда. В другое, более спокойное время, когда дрейф льда был очень слабым и течение подо льдом почти отсутствует, моллюски «прячут» в воде и у поверхности льда их нет.

Действие гидродинамического фактора, вероятно, также является причиной появления подо льдом *Liparis koefoedii*. Эта обычная для арктической фауны рыба, встречающаяся на глубинах от 40 до 600 м (Андрияшев, 1954), была обнаружена в непосредственной близости ото льда над глубинами более 2 км (Циновский, Мельников, 1980). Было поймано два экземпляра *L. koefoedii*: первый 03.06.77, а второй — 17.06.77. То, что эта типичная донная рыба, имеющая специальную брюшную присоску для прикрепления к твердому субстрату, была поймана над глубинами более 2 км, может быть связано с выносом рыб сильным дрейфовым течением, направленным с шельфа Восточно-Сибирского моря в центральную часть АБ. Наблюдающийся в этом районе постоянный вынос льда позволяет предполагать возможность образования псевдопопуляций у этого вида. Аналогичное явление отмечено, например, для трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*. По классификации Н. В. Парина, эти рыбы относятся к группе ксеноэпипелагических, представляющих собой непостоянный элемент ихтиоцено эпипелагиали (Парин, 1968).

3. Сезонные вертикальные миграции. Выше говорилось об аллохтонной фауне, появление которой у льда обусловлено сезонными миграциями. Появление же у льда таких типичных планк-

теров арктических вод, как копеподы *A. longiremis*, *C. hyperboreus*, *L. polaris*, *M. longa*, *S. magnus*, *M. polaris*, *O. notopus*, также связано с онтогенетическими миграциями животных с той лишь разницей, что последние не достигают льда, а остаются в поверхностной арктической водной массе, из которой отдельные особи могут вследствие определенных причин (например, в результате перемешивания воды подо льдом во время сильного дрейфа) оказаться у поверхности льда. Так, из данных по вертикальному распределению *C. hyperboreus* и *M. longa* (Гейнрих и др., 1980) и *O. notopus* (Кособокова, 1980) следует, что глубина обитания гемипопуляций этих видов в течение года изменяется, причем у всех возрастных стадий в июле — августе медиана вертикального распределения соответствует поверхности арктической водной массы. Из этих животных и перечисленных выше на льду встречались в разное время года по несколько экземпляров, причем в их появлении не замечено каких-либо закономерностей.

Подобное замечание можно сделать о *Parathemisto abyssorum*, *Pseudalibrotus glacialis* и *Eusirus holmi*. В собственных вертикальных планктонных сборах на СП-23 в 1977 г. (Мельников, Куликов, 1980; Кособокова, 1981) и аналогичных сборах планктона на Т-3 в 1964 г. (Harding, 1966) все три амфиподы встречались на глубинах от 100 до 2000 м. На поверхности льда они встречались с той же частотой, что и перечисленные выше копеподы, т. е. не более нескольких раз за сезон.

Распределение и поведение массовых видов. Закономерности распределения криопелагической фауны на морской поверхности льда определяются совокупным действием следующих факторов: 1) типом льда, 2) формой его подводного рельефа и 3) гидрологической обстановкой в контактной зоне вода — лед.

Как было показано ранее, в АБ 73—81% акватории покрыто многолетними льдами, 9—10 — торосами, 8—17 — однолетним недеформированным льдом и только 0,2% площади бассейна приходится на чистую воду. Именно многолетние льды — основной компонент ледового покрова СЛО — являются субстратом для поселения животных, входящих в состав первой экологической группировки: ни торосистые образования, ни однолетние льды не заселяются криопелагической фауной в такой степени, как многолетние (табл. 17). Первые — потому что подводные гряды торосов расположены глубже морской границы многолетнего льда на 4—15 м (Грищенко, 1980), т. е. находятся в турбу-

Таблица 17

Число особей амфипод *Gammarus wilkitzkii*, *Pseudalibrotus nanseni* и полихеты *Antinoella sarsia* под 1 м² торосистых образований, многолетнего и однолетнего льда*

Вид	СП-22 зима 1980 г.			СП-23 лето 1977 г.			СП-24 зима 1980 г.		
	мн	од	тор	мн	од	тор	мн	од	тор
<i>G. wilkitzkii</i>	10	—	1	15	—	2	11	—	—
<i>A. sarsia</i>	3	—	—	5	—	1	2	—	—
<i>P. nanseni</i>	18	1	2	14	—	1	21	—	3

Примечание: мн — многолетний лед; од — однолетний лед; тор — торосистые образования.

* Средние данные по трем горизонтальным ловам протяженностью 40 м на каждой из дрейфующих станций (СП-22, СП-23 и СП-24).

лентной зоне, где под действием подледных течений и тепла воды происходит сглаживание и разрушение их поверхности; вторые — в силу того, что они не прошли летнюю стадию сукцессии ледовой флоры и, следовательно, более «пустые» по содержанию органического вещества, чем многолетние льды, в которых концентрация питательных веществ на порядок выше, чем в однолетних. Таким образом, распределение криопелагической фауны в пределах АБ определяется в основном многолетними льдами, составляющими 3/4 его площади. Микрораспределение фауны под этими льдами зависит главным образом от формы их рельефа, а также направления и скорости подледного течения.

По данным В. Д. Грищенко (1980), все многообразие форм макрорельефа морской поверхности многолетнего дрейфующего льда складывается из элементов, формирующихся в результате торошения, а также таяния и нарастания в течение длительного времени. Их размеры составляют от нескольких до десятков метров. Элементы микрорельефа объединяют совокупность мелких неровностей (размеры от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров), покрывающих поверхность макрорельефа и возникающих в результате действия термических факторов.

Форма макрорельефа (в данном случае подводная часть торосистого многолетнего льда) и подледное течение формируют «штилевые» и «турбулентные» зоны, положение которых изменяется в зависимости от направления дрейфа (рис. 25). Массовые скопления животных наблюдались именно в гидрологически спокойных зонах. Такое распределение характерно для тех видов криопелагической фауны, которые образуют стайные скопления подо льдом (главным образом амфиподы). Летом 1977 г. на СП-23 и зимой 1980 г. на СП-22 удалось провести наблюдения над стаей амфиподы *Parathemisto libellula* (Мельников, 1984), о чем кратко говорилось выше.

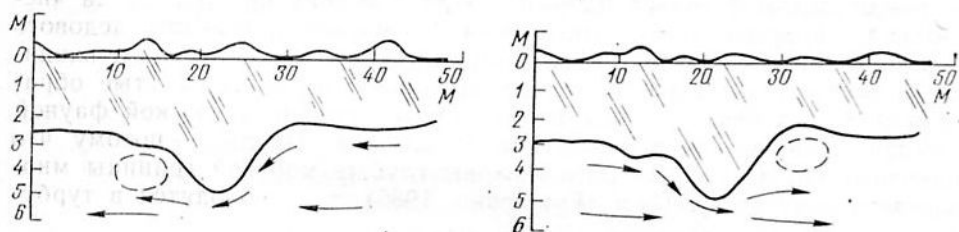


Рис. 25. Влияние макрорельефа на формирование гидродинамически спокойных зон у морской поверхности дрейфующего льда. Стрелками обозначено подледное течение, штрихом — положение стаи *Parathemisto libellula* в зависимости от направления дрейфа.

Прежде всего было отмечено, что: 1) вне стаи *P. libellula* практически не встречается; 2) стаи явно приурочены к гидродинамически спокойным местам (см. рис. 25) и 3) при сильных дрейфовых подледных течениях стаи разрушались и вновь появлялись в «штилевых» зонах. Форма и размер стаи, как и поведение особей в них, резко различались по сезонам. Летняя стая представляет собой рой активно двигающихся особей, удаленный на 1—2 м ото льда, причем центральная зона эллипсоидного роя поперечником 0,5—1 м перемещалась относительно его поверхности навстречу подледному течению. Зимой особи *P. libellula* ведут себя спокойнее: хаотичное движение замедлено, они как бы стоят на месте, причем ориентированы головами в одну сторону навстречу течению. Расстояние между особями в летних стаях 2—3 см, в зимних — в среднем 10—15 см. Число особей в летнем

скоплении 15—30 тыс. экз/м³, в зимних — 500—1000 экз/м³. Зимние стаи пространственно крупнее летних (до 6—8 м диаметром), и их очертания варьируют от круглых до разнообразно вытянутых обтекаемых форм.

Интересно отметить, что все наблюдавшиеся колониальные скопления диатомеи *Melosira arctica* также были приурочены к «штилевым» зонам у морской поверхности льда: со сменой направления дрейфа колонии, как правило, разрушались и рассеивались сильным подледным течением.

Наряду с такими формами макрорельефа, как подводные гряды торосов, на распределение криопелагической фауны влияют также трещины, разводья и полыньи, образующиеся в сплошном ледовом покрове в результате процессов сжатия и разрежения ледовых полей. Особенности их влияния была подмечена на примере распределения *Calanus glacialis*.

Наблюдения, о которых будет идти речь, проводились под многолетним льдом, а после образования разводья — трижды с 12-часовым интервалом в его лагуне. Результаты наблюдений представлены в табл. 18. Такое обилие *C. glacialis* в разводье на фоне бедности ловов под многолетним льдом (сборы 23.07 и 04.08) может быть объяснено следующим.

Во-первых, это действие света как сигнала для начала подъема животных к поверхности. Когда ледяной покров сплошной, солнечная радиация снижается льдом на 3—5 порядков. Ядро популяции *C. glacialis* находится в это время на глубине 25—150 м. В горизонтальных ловах в контактной зоне вода — лед и на глубине 5 м в это время встречаются единичные особи этого вида. После того, как ледяной покров развело, образовалось разводье; свет стал глубже проникать в воду. На темном поле для «зрения» рачков появилось светлое пятно — раздражитель, сигнал к подъему, и часть популяции поднялась к поверхности льда.

Таблица 18

Численность особей *Calanus glacialis* в пробе при протяженности горизонтального лова 40 м (СП-23, 1977 г.)

Особи	Даты отбора проб и горизонты лова, м*									
	23.07		26.07				27.07		4.08	
	0	5	0	5	0	5	0	5	0	5
Копеподиты II—IV	—	—	36	61	80	138	8	4	—	2
Копеподиты V	—	—	48	150	76	500	4	—	—	—
Самки	—	—	—	16	15	96	—	—	—	—

* 26.07 и 27.07 — сборы в лагуне, 26.07 проведены дважды с 12-часовым интервалом; 23.07 и 4.08 — сборы под многолетним льдом. Горизонт лова: «0» — контактная зона вода — лед, «5» — глубина 5 м.

На примере массовых видов *Calanus hyperboreus*, *Microcalanus pygmaeus*, *Oncaea borealis*, *Calanus glacialis*, *Metridia longa* К. Н. Кособокова (1978) показала, что арктический зоопланктон не совершает суточные вертикальные миграции и основная причина их отсутствия состоит в том, что в высоких арктических широтах нет суточных ритмов в смене освещенности. Некоторую тенденцию к миграциям прояв-

ляют лишь самки *C. glacialis* осенью, когда имеется слабый ритм в смене освещенности. У других видов такая тенденция не выявлена. В этой связи такой подъем *C. glacialis* к поверхности в разводе 26 июля 1977 г. на СП-23 можно рассматривать как «искусственно» вызванную миграцию. Некоторым подтверждением этой точки зрения может быть схожая ситуация, возникающая во время солнечного затмения: было показано (Babu et al., 1983), что при полном затмении днем, когда планктон находится на глубине, он начинает подниматься к поверхности. В этом случае полное затмение имитировало ночь, наступившую раньше времени. На основании этих фактов можно судить, что способность к фотокинезу присуща рачкам постоянно. Данные наблюдения подтверждают точку зрения М. Е. Виноградова (1968) о роли света как основного фактора, регулирующего суточные вертикальные миграции планктона.

Во-вторых, это спокойная гидрологическая обстановка в лагуне развода: при слабом дрейфе льда течения в лагуне нет, что, вероятно, благоприятно сказывается на сохранении стаи *C. glacialis*. Это подтверждается разрушением стаи после начала сильного дрейфа льда, последовавшего с 26 на 27 июля. При этом количество особей *C. glacialis* резко снизилось как в сборах у льда, так и на глубине 5 м (см. табл. 18). Вероятно, сильное подледное течение рассеяло животных и лишь отдельные особи смогли держаться в пределах лагуны.

В контактной зоне вода — лед криофауна поселяется в трещинах, кавернах, среди кристаллов — в образованиях, формирующих микро-рельеф морской поверхности льда. Как известно (Ширшов, 1938; Беляков, 1974), минимальная скорость подледного течения находится у поверхности, а максимальная — на глубине 20—30 м. По-видимому, различие в скорости может быть причиной того, что в пограничном со льдом слое создаются более благоприятные гидродинамические условия для обитания криофауны, чем на глубине. И летом, когда тает нижняя поверхность льда, и зимой, когда идет его нарастание снизу, животные автохтонной экологической группировки *Gammarus wilkitzkii*, *Mysis polaris*, *Jaschnovia johnsoni* и др. сохраняют свое местообитание в контактной зоне вода — лед.

На летнее распределение фауны подо льдом сильное влияние оказывает распреснение. Ранее (см. табл. 12) были представлены данные, характеризующие соленость слоя воды в контактной зоне вода — лед: в некоторых случаях распреснение достигало величины 15‰. Особенно заметно распреснение проявлялось в момент стока талых вод с верхней поверхности льда вниз, под лед. Пресная вода, стекая под лед, распространяется тонким слоем и заполняет все неровности на нижней поверхности. Здесь же она частично замерзает, образуя тонкий молодой лед на поверхности старого, и частично перемешивается с морской водой. Время максимального проявления распреснения — июль. В это время встречаемость животных в горизонтальных ловах по поверхности льда резко снизилась. Так, на полигоне, где постоянно проводились подледные сборы фауны (СП-23, 1977 г.), в горизонтальных ловах по поверхности льда 7 июля были пойманы в общей сложности 138 экз. 16 видов, а после начала стока талых вод под лед в таких сборах 10 июля — всего 24 экз. 5 видов. Через неделю, когда талые воды перемешались и частично замерзли, качественный и количественный состав фауны начал восстанавливаться: в ловах 17 июля было встречено 115 экз. животных 12 видов (Мельников, Куликов, 1980). Данные наблюдений позволяют сделать следующий вывод: во время стока талых вод и образования распресненного слоя подо льдом основная масса животных покидает те участки льда, где распреснение оказывается максимальным, и «переселяется» на те поверхности льда,

которые выходят за пределы влияния распресненного слоя. Когда сток талых вод сверху заканчивается, гидрологическая обстановка в зоне вода — лед восстанавливается, и с этого момента (конец июля — начало августа) животные вновь заселяют прежние участки льда.

Помимо обитания среди неровностей, формирующих микрорельеф нижней поверхности льда, животные иногда поселяются на вертикальных грядах подводных торосов. Так, во время летних наблюдений на СП-23 в 1977 г. было отмечено необычное появление у льда типичного планктона *Calanus hyperboreus*. На вертикальных стенках ледовых гряд, находящихся в воде, были обнаружены каверны, в которых спокойно лежали особи *C. hyperboreus*. Животные не двигались, но все обнаруженные рачки были живыми, ибо при выдворении из каверн начинали активно плавать. Интересно, что форма каверны соответствовала форме тела рачка. Вероятно, калянус после нахождения свободного от других животных и «подходящего» места «ложится» на лед, и, видимо, тепла солнечных лучей, поглощаемых телом рачка, достаточно, чтобы растопить вокруг него лед.

Этот феномен характерен и для других представителей ракообразных, например для амфипод *G. wilkitzkii* и *P. nansenii*. При погружении на СП-23 летом 1977 г. и на СП-22 зимой 1980 г. на вертикальных откосах торосов неоднократно наблюдали проталины, в которых находились рачки обоих видов, причем форма проталин точно соответствовала полумесячной форме животных. Возможно, что такое поведение рачков — одна из форм адаптации к условиям динамичного ледового субстрата АБ.

Подмеченные особенности распределения и поведения криофауны касались главным образом только крупных животных, которых можно было визуально легко наблюдать во время водолазных работ. Для получения информации о других компонентах криопелагической фауны требуется проведение специальных исследований с применением более совершенной водолазной техники, обеспечивающей безопасное и длительное пребывание акванавта подо льдом.

Биогеографические особенности распределения. Из общей схемы циркуляции льда следует, что животные криопелагической фауны, связанные с дрейфующими льдами в замкнутой циркуляции, остаются в пределах бассейна бесконечно долгое время. Напротив, животные, связанные с льдами Трансарктической зоны, выносятся из АБ и попадают в район Северной Атлантики. Если учесть, что все льды, существующие на данный отрезок времени, в конце концов попадают в зону Трансарктического выноса, то можно говорить о существовании постоянной потери части популяций криопелагической фауны. В первую очередь это касается автохтонов, так как нет обратной, возвращающей льды, циркуляции из Восточного Гренландского течения в АБ.

В соответствии с биогеографическими представлениями о структуре ареалов океанического планктона (Беклемишев, 1969) вся функциональная структура биотопы криопелагической фауны в АБ может быть представлена следующим образом:

1) зона Антициклонального круговорота (см. рис. 6, I) — основа ареала, где криопелагическая фауна остается долгое время вследствие наличия замкнутой циркуляции;

2) зона Трансарктического выноса (см. рис. 6, II) — нестерильная область выселения, где популяции поддерживаются за счет поступления криопелагической фауны извне (например, из Антициклонального круговорота), но, даже оставаясь здесь в течение двух — трех лет (время дрейфа льдов в данном районе), популяции не могут удержаться неопределенно долгое время из-за непрерывного переноса в одном направлении;

3) район выноса льда (см. рис. 6, V) — стерильная область выселения, где животные криопелагической фауны после таяния льда, а следовательно, после полного разрушения субстрата, переходят в воду.

В настоящее время твердо установлено, что в пределах крупномасштабных циркуляций льдов проявляются ледовые вихри микро- и мезомасштабного типа. По-видимому, при их движении на периферии вихрей имеет место обмен льдами. Естественно предположить, что такая форма обмена способствует расселению животных по акватории бассейна и, возможно, является причиной равномерного распределения популяций криофауны в АБ. Наблюдения, выполненные в течение трех сезонов в различных районах и на различных массивах: Канадская котловина (СП-22, 1975—1976 гг.), шельф Восточно-Сибирского моря — восточный склон хребта Ломоносова (СП-23, 1977—1978 гг.), шельф Восточно-Сибирского моря (СП-22, 1980—1981 гг.) и район Северного полюса (СП-24, 1980), показали, что животные автохтонной экологической группировки встречаются практически по всей акватории АБ. Отсюда можно заключить о стабильности популяций данных видов в бассейне.

Что касается аллохтонной криофауны, то в поддержании стабильности их популяций играет роль другой фактор, суть которого в следующем.

Как было показано выше, животные аллохтонной экологической группировки проводят у льда только одну часть своего жизненного цикла, а другую — на глубине. Такие животные, как *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus*, совершают ежегодно обратные онтогенетические миграции. Говорить о времени пребывания каждого вида у льда и на глубине точно, вероятно, нельзя, поскольку у животных каждого вида время пребывания гемипопуляций у льда различается. Общей закономерностью в их вертикальном распределении можно считать следующее: чем старше особи, тем больший диапазон глубин они занимают. Чтобы понять механизм, регулирующий стабильность популяций аллохтонной фауны в АБ, необходимо отойти от сложности возрастного состава, различий во времени пребывания каждой когортной стадии у льда и различий в глубине зимнего пребывания гемипопуляций. Здесь следует оперировать целой (единой) популяцией, которая одну часть года проводит у поверхности льда, а другую — на глубине.

Атлантическая вода входит в бассейн через пролив Фрама и распространяется в циклоническом направлении (Тимофеев, 1960; Coashman, Bagnes, 1961), а направление движения поверхностной арктической водной массы совпадает с направлением Трансарктического дрейфа льда в этом районе, т. е. оба течения направлены навстречу друг другу. Скорости этих течений составляют для поверхностных вод и дрейфующего льда 10—50 см/с (Степанов, 1969), а для атлантической водной массы около 4 см/с (Тимофеев, 1960). Обозначим скорость и время пребывания животных у льда соответственно, v_1 и t_1 , а в атлантической водной массе — v_2 и t_2 . Вследствие разнонаправленности потоков первый движется и переносит животных в направлении из бассейна, а второй — ему навстречу, т. е. в бассейн. Когда животные поднимаются из атлантической водной массы и достигают льда, двигающегося со скоростью v_1 , то вместе с ним за время t_1 их переносит на расстояние l_1 . После того, как они вновь опускаются в атлантические воды, двигающиеся в обратном направлении со скоростью v_2 , за время t_2 животные переносятся водой на расстояние l_2 . Для поддержания независимых популяций животных в пределах Трансарктической зоны необходимо, чтобы соблюдалось условие: $l_1 = l_2$ или $v_1 t_1 = v_2 t_2$. Ввиду того, что $v_1 > v_2$ (примерно в 2—10 раз), для соблюдения равенства t_2

должно быть больше r_1 , т. е. время пребывания животных в атлантических водах должно быть больше времени их пребывания у поверхности льда. Как было показано выше, для *S. glacialis* время пребывания у льда для возрастных стадий (III—V-копеподиты), совершающих онтогенетические миграции, колеблется от 2 до 4 мес.

Тогда взрослые особи и III—V-копеподитные стадии *S. glacialis* будут находиться в атлантической водной массе 8—10 мес (в 2—5 раз дольше, чем у льда), т. е. $r_2 > r_1$.

Высказанная точка зрения о механизме, поддерживающем стабильность популяций аллохтонной экологической группировки, основана на данных, требующих уточнений. Однако, несмотря на приближенность оценок и принятие некоторых допущений, вполне можно предполагать, что рассмотренный способ возврата животных вполне реален и в первую очередь потому, что реальна сама гидрологическая обстановка — наличие двух противотечений (Тимофеев, 1960; Трешников, Баранов, 1972 и др.), и потому, что животные-аллохтоны обитают и у поверхности льда, и в атлантических водах (Павштик; 1980; Кособокова, 1981 и др.). Подтверждением реальности существования такого механизма в АБ может быть факт существования замкнутой циркуляции у некоторых антарктических ракообразных в море Уэдделла (Воронина, 1985).

4.2.2.2. Кριοинтерстициальная фауна

Видовой состав кριοинтерстициальной фауны значительно беднее криопелагической. Выявлены следующие таксономические группы: Protozoa, Nematoda, Turbellaria, Acarina, Copepoda, Amphipoda.

Protozoa.

Tintinnoidea.

СП-23; лето 1977 г., многолетний лед.

18 сентября ($83^{\circ}28$ с. ш., $151^{\circ}56$ в. д.); $h=211$ см; горизонт 30—60 см (17 экз.).

СП-22, зима 1980 г., многолетний лед.

15 февраля ($77^{\circ}53$ с. ш., $153^{\circ}49$ в. д.); $h=404$ см; горизонт 200—240 см (11 экз.).

Все обнаруженные тинтинниды (28 экз.) идентичны по форме и были встречены в верхнем и среднем слоях и ни разу не обнаружены в нижнем. Почти все обнаруженные особи были живыми, поскольку большинство из них двигались.

Bodonina

СП-23, 13.04.78 ($88^{\circ}19$ с. ш., $144^{\circ}02$ в. д.), многолетний лед, $h=279$ см; горизонты 90—120 см, 150—180, 210—240 см.

СП-22, 15.02.80 ($77^{\circ}53$ с. ш., $153^{\circ}49$ в. д.), многолетний лед, $h=404$ см; горизонты 0—40 см, 40—80, 80—120, 120—160, 160—200, 200—240, 240—280, 280—320, 320—360 и 360—404 см.

Бесцветные жгутиконосцы *Monas* sp. и *Ochromonas* sp. наблюдали только в культурах, которые выращивали *in vitro* в талой воде из льда с естественной соленостью. Встречались несколько размерных групп жгутиконосцев, среди которых доминировали круглые, мало подвижные клетки с одним жгутом (3—4 мкм) и клетки овальной формы со жгутом (5 мкм). Помимо этих двух размерных групп, в культурах часто встречались очень мелкие клетки (1—2 мкм). Все клетки активно двигались.

В этих же культурах были обнаружены амёбы. Клетки бесцветные с четкой тонкой оболочкой, зеленоватой изнутри. Все клетки подвижные.

Максимальная плотность клеток как жгутиконосцев, так и амёб была отмечена в культурах, выращенных в пробах, взятых из верхнего и среднего слоев льда; в культурах, выращенных из проб, взятых из нижнего слоя, численность этих клеток была значительно меньше.

Nematoda.

СП-22, февраль-апрель 1980 г., многолетний лед.

15 февраля ($77^{\circ}53$ с. ш., $153^{\circ}49$ в. д.); $h=404$ см; горизонт 360—404 см (37 экз.);

11 марта ($78^{\circ}17$ с. ш., $153^{\circ}35$ в. д.); $h=350$ см; горизонты 280—320 см (33 экз.); 320—350 см (50 экз.);

18 апреля ($78^{\circ}35$ с. ш., $151^{\circ}52$ в. д.); $h=339$ см; горизонт 238—272 см (303 экз.).

СП-22, апрель 1981 г., многолетний лед.

8 апреля ($85^{\circ}06$ с. ш., $157^{\circ}59$ в. д.); $h=257$ см; горизонты 120—150 см (8 экз.), 150—180 (41), 180—210 (334), 210—257 см (68 экз.);

12 апреля ($85^{\circ}26$ с. ш., $157^{\circ}34$ в. д.); $h=320$ см; горизонты 230—260 см (53 экз.), 260—290 (108), 290—320 см (112 экз.).

Всего обнаружено 1147 особей. По морфологическим признакам четко различались три вида, относящиеся к сем. *Xyalidae* (отр. *Monhysterida*). Поскольку только у одной формы встречались взрослые самки и самцы, а также молодь, а у двух других сохранность тел после фиксации формалином оказалась в худшей степени, то пока описан только один вид — *Theristus melnikovi* n. sp. (Tchesunov n. sp.) (Чесунов, 1986).

Контрольное микроскопирование «живых» проб показало, что все обнаруженные нематоды зимуют во льду в активном состоянии, так как животные активно двигались.

Turbellaria.

СП-22, апрель 1981 г., многолетний лед.

8 апреля ($85^{\circ}08$ с. ш., $156^{\circ}56$ в. д.); $h=257$ см; горизонт 210—257 см (2 экз.);

12 апреля ($85^{\circ}26$ с. ш., $157^{\circ}34$ в. д.); $h=320$ см; горизонт 290—320 см (2 экз.).

Систематическая принадлежность турбеллярий установлена на уровне отряда (отр. *Macrostomida*). Более точное определение в стационарных условиях не сделано вследствие того, что животные не выдерживали формалинную фиксацию.

Ascarina.

СП-22, апрель 1981 г., многолетний лед.

8 апреля ($85^{\circ}08$ с. ш., $156^{\circ}56$ в. д.); $h=257$ см; горизонт 180—210 см. Всего обнаружено 5 экз.

Copepoda.

СП-22, февраль-апрель 1980 г., многолетний лед.

15 февраля ($77^{\circ}53$ с. ш., $153^{\circ}49$ в. д.); $h=404$ см; горизонт 360—404 см (1 экз.);

11 марта ($78^{\circ}17$ с. ш., $153^{\circ}35$ в. д.); $h=350$ см; горизонт 280—320 см (1 экз.).

СП-22, апрель 1981 г., многолетний лед.

8 апреля ($85^{\circ}06$ с. ш., $157^{\circ}59$ в. д.); $h=257$ см; горизонты 120—150 см (1 экз.), 150—180 (4), 180—210 (12), 210—257 см (9 экз.).

12 апреля ($85^{\circ}26$ с. ш., $157^{\circ}34$ в. д.); $h=320$ см; горизонты 230—260 см (1 экз.), 290—320 см (4 экз.).

Всего обнаружено 33 особи. Встречалась в основном молодь *Tisbe furcata* (Harpacticoida).

Amphipoda.

СП-22, апрель 1981 г., многолетний лед.
8 апреля ($85^{\circ}06$ с. ш., $157^{\circ}59$ в. д.); $h=557$ см; горизонт 210—257 см (4 экз.);
12 апреля ($85^{\circ}26$ с. ш., $157^{\circ}34$ в. д.); $h=320$ см; горизонт 290—320 см (3 экз.).

Обнаружено 7 особей молоди *Apherusa glacialis*.

Характерной особенностью вертикального распределения этих животных является то, что они встречаются не во всей толще льда, а только в слое мощностью 0—1 (1,5) м. Выше этого слоя обнаружены только простейшие. Здесь встречались остатки частей этих животных (полуразрушенные домики тинтинид, фрагменты панцирей ракообразных, кутикулы нематод и т. п.). Максимальное качественное и количественное разнообразие отмечено для самого нижнего слоя 0—30 (40) см. Именно в этом, пограничном с водой, слое встречаются самые крупные из них (амфиподы, копеподы, турбеллярии и клещи); выше него встречались только нематоды и тинтиниды, линейные размеры которых значительно меньше.

Самой массовой группой в криоинтерстициальной фауне, несомненно, является *Nematoda*. Общая численность нематод составляет в среднем 36 тыс. экз/м³, но иногда достигает 100—140 тыс. экз/м³. Вторая по обилию группа — *Tintinnoidea* (около 4 тыс. экз/м³). Животные других групп менее обильны: их суммарная численность во льду не превышает 1 тыс. экз/м³.

Следует отметить одну важную деталь: из 48 видов животных, встреченных на нижней поверхности льда, в составе криоинтерстициальной фауны обнаружено только два вида: молодь *T. furcata* (*Haracticoida*) и *A. glacialis* (*Amphipoda*), причем оба вида встречались только в самом нижнем, пограничном с водой, слое льда. С другой стороны, такие массовые представители криоинтерстициальной фауны, как нематоды, не встречались в горизонтальных ловах на 0 и 5 м.

На основании этой особенности в распределении животных по аналогии с криопелагической фауной в составе криоинтерстициальной фауны выделены автохтонная и аллохтонная экологические группы животных. В первую группировку включены: *Protozoa*, *Nematoda*, *Turbellaria*, *Acarina*, а во вторую — *Copepoda* и *Amphipoda*.

Выделение автохтонной экологической группировки основано на том, что, во-первых, животные этой группы не встречаются в составе криопелагической фауны и в планктоне и, во-вторых, по фауне нематод установлено, что в толще льда встречаются особи всех полов и возрастных групп — факт, дающий основание предполагать постоянную связь этих животных с толщей льда.

Критерием для выделения аллохтонной экологической группировки является одновременная встречаемость животных как во льду, так и у его поверхности. Оба вида — *T. furcata* и *A. glacialis*, включенные в эту группу, встречаются у льда круглый год. Они являются массовыми формами автохтонной экологической группировки криопелагической фауны (Мельников, Куликов, 1980). В силу малых размеров их молодь способна проникать в межкристаллические пространства нижнего 0—30 (40) см слоя льда и оставаться здесь некоторое время. Оба вида были отмечены во льду только в зимних пробах (СП-22, февраль-апрель 1980 г. и апрель 1981 г.) именно в то время, когда наблюдается размножение этих животных в биотопе нижней поверхности льда. В летних пробах (СП-23, лето 1977 г.) эти виды в толще льда не обнаружены. О том, что у некоторых животных часть жизненного цикла связана с поселением в лед, показано на примере циклопоид и гарпактицид (Grainger et al., 1985): в самом нижнем слое 0—10 (15) см сезонных льдов были обнаружены взрослые особи обоих полов и мо-

лодь *Harpacticus superflexus*, *Cyclopina schneideri* и *Tisbe furcata*, причем у самок двух последних видов яйценосные сумки были полностью забиты яйцами.

Такое взаимоисключение фаун, вероятно, можно объяснить, с одной стороны, особенностями строения кристаллической структуры нижнего слоя, своеобразием формы и размеров межкристаллических пространств и физико-химических свойств среды обитания организмов, с другой — особенностями форм и размеров самих животных, их пластичности и подвижности.

Как было показано ранее, в нижнем слое межкристаллические пространства имеют форму капилляров. Здесь же имеются каналы стока, напоминающие по форме ветвящееся дерево. При переходе от основания капилляров и каналов в глубину льда их размеры уменьшаются. В данном случае нижнюю поверхность льда можно сравнить с ситом, размеры ячеек которого ограничивают проникновение из воды в толщу льда крупных животных (как, собственно, и одноклеточных водорослей). Из представителей криопелагической фауны эту «границу» преодолели только молодь *T. furcata* и *A. glacialis* и, как было показано, они не поднимаются по капиллярной системе высоко в толщу льда, поскольку выше размеры межкристаллических пространств сужаются.

По размерам криоинтерстициальная фауна, обнаруженная в толще многолетних льдов, удачно вписывается в их межкристаллические пространства. Так, турбеллярии (длина 5 и ширина 1 мм) обнаружены в самых нижних слоях, где средний размер каналов равен 7 мм. Здесь же и выше, но все в пределах нижнего слоя, имеющего одну кристаллическую структуру, обитают нематоды (длина до 5—8 мм, а ширина 160—260 мк). Тинтинниды встречаются главным образом в верхнем и менее в среднем слоях: их размеры (диаметр домика 20 мк) меньше диаметра капилляров (140 мк). Бесцветные жгутиконосцы и амёбы встречаются и в верхнем, и в среднем слоях. Размеры их клеток значительно меньше размеров ячеек, в которых они обитают.

Важно отметить, что пластинчатая и вытянутая форма тел турбеллярий и нематод, их способность и приспособленность к передвижению в узостях, вероятно, способствовали отбору таких животных, приспособившихся к обитанию в лабиринтах среди кристаллов льда. Интересно, что морские клещи, обнаруженные в составе криоинтерстициальной фауны, производят лишь ползающие или лазающие движения. Плавать они не могут, так как у них нет плавательных волосков. Особое прикрепление ног, способность двигаться как вперед, так и назад в сочетании с плоской формой тела облегчает клещам прохождение через очень узкие промежутки (Соколов, 1952), и, вероятно, эти формы приспособления играют важную роль в расселении галакарид в толще льда. Что касается горизонтального распространения и заселения новообразующегося ледового субстрата, то здесь, по-видимому, важную роль играют подледные течения. Это происходит тогда, когда оторванные ото льда животные подхватываются водой и переносятся на значительное расстояние, пока они вновь не окажутся внедренными в кристаллическую структуру. О такой форме переноса покоящихся стадий клещей упоминается в литературе (Viets, 1927; цит. по Соколову, 1952). Вполне возможно допустить, что такая форма расселения приемлема и для нематод и для турбеллярий — животных типично бентосных, но не планктонных.

Здесь уместно провести сравнение в сходстве условий обитания интестициальных фаун льда и мягких грунтов литорали и сублиторали.

Показано (Гальцова, 1976; Кусакин и др., 1974), что имеется зависимость между дисперсностью грунта и качественным и количественным составом мейобентоса. Так, в верхних горизонтах песчаных

осадков на литорали среди обломочного материала обитают турбеллярии, а ниже, где песчинки более мелкие, чем наверху, а следовательно, меньше размеры пор, турбеллярии пропадают, но в фауне начинают преобладать нематоды. Такая смена доминирования, несомненно, объясняется изменением плотности грунта: более рыхлые и неплотные осадки наверху соответствуют зоне обитания турбеллярий (во льду — аналог нижнего слоя с наличием развитой системы крупных каналов стока), а более плотные, высокодисперсные осадки глубже от верхнего слоя — нематодам (во льду аналог слоев с наличием капилляров).

Аналогичное сравнение можно сделать и по тинтиннидам.

Известно, что толщу прибрежного морского песка Белого моря населяет псаммофильная фауна инфузорий (Бурковский, 1978), обитающих в капиллярных просветах между частичками песка. У этих животных выработались адаптации, позволяющие им существовать в узких пространствах. Так, многие из них имеют форму длинных тонких лент, тело снабжено ресничками, с помощью которых они протискиваются между песчинками. У некоторых тинтиннид тело способно сокращаться и тем самым передвигаться в порах. Вполне возможно, что обнаруженные во льду живые тинтинниды занимают экологическую нишу, схожую с таковой в песчаных грунтах.

О нахождении животных в толще арктических морских льдов сообщалось в литературе. Ф. Нансен (Nansen, 1906) был первым, кто упомянул о нахождении простейших. По сути дела, это было первое упоминание о недиатомовых организмах, обитающих в арктических льдах. П. И. Усачев (1946, 1949) обращал внимание на присутствие остатков науплий копепоид и домиков простейших главным образом тинтиннид. Во время экспедиции на л/п «Садко» в 1937 г. он находил остатки указанных животных во льдах юго-восточной части моря Лаптевых. Копеподы встречались в полуразрушенном виде и в виде отдельных частей скелета, что свидетельствовало о гибели животных после их попадания в кристаллическую структуру льда. Что касается тинтиннид, то по данным П. И. Усачева (1946, 1949) трудно судить, были ли эти простейшие живыми во льду, поскольку он просматривал только фиксированный материал. Как правило, все обнаруженные им клетки простейших были приурочены к самому нижнему слою льда и они не встречались ни в средних, ни в верхних слоях. В связи с тем, что он находил этих тинтиннид в планктоне, можно предполагать об их механическом включении в лед из воды при ледообразовании.

Р. Хорнер и В. Александер (Horner, Alexander, 1972), изучавшие флору и фауну сезонных льдов, выявили в них простейших, нематод, турбеллярий, а также солнечников, личинок полихет, молодь копепоид. Эти авторы отмечали, что и черви и копепоиды питаются диатомовой флорой, поскольку в пищевых трактах и фекальных комочках этих организмов были обнаружены створки диатомовых водорослей.

Самый нижний 0—10 (15) см слой сезонных льдов (особенно в прибрежной мелководной зоне) обильно заселен фауной. Плотность животных в этом слое особенно высока. Д. Керн и А. Каррей (Kern, Carey, 1983) на мелководье у о-ва Нарвал (м. Бофорта) насчитали под 1 м² льда в 0—10 см слое: 17,5 тыс. экз. нематод; 12,5 тыс. экз. копепоид; 15,1 тыс. экз. турбеллярий; 6,5 тыс. экз. полихет и 0,9 тыс. экз. амфипод. Во всех случаях численность животных во льду составляла 5—10% численности животных в мейобентосе при большом видовом сходстве этих фаун. Эти авторы вслед за Коуллом и Беллом (Coull, Bell, 1979) приходят к выводу, что на мелководье (в их случае лед и дно разделяла глубина 6 м) бентосные животные рассматривают лед как «перевернутое» дно. На основании видового сходства бентосных и ледовых нематод они предположили, что хотя эти животные не мо-

гут активно, длительно плавать, нематоды меняют субстрат, пассивно переносясь течением.

В связи с тем, что сезонные льды образуются главным образом на шельфе АМ, то на состав их фауны, несомненно, оказывает большое влияние бентос. Для антарктических припайных льдов А. П. Андрияшев и Е. Н. Грузов (1974) в своем обзоре приводят список животных, встречающихся в их толще, среди которых названы морские звезды, ежи, актинии и другие беспозвоночные. Эти животные, попадая на лед из бентоса, вмерзают и остаются в нем, находясь в анабиозе, до весны. Когда начинается таяние, они выпадают на грунт, оживают и далее продолжают новый цикл своего развития. Эту группу животных антарктического припайного льда, подобно сообществам пресноводных водоемов, вмерзающих в лед (пагон; Зернов, 1928), можно рассматривать как временных обитателей, переживающих неблагоприятное время года (полярную ночь — в высоких широтах, охлаждение воды — в водоемах умеренных широт). Что касается морских многолетних арктических льдов, то здесь ситуация коренным образом отличается от названных припайных антарктических и сезонных арктических льдов. Представленные здесь материалы по криоинтерстициальной фауне показывают, что важной отличительной чертой первых является наличие в их составе автохтонных животных, постоянно обитающих в кристаллической структуре ледового покрова, в то время как в последних животные используют лед как временный субстрат для поселения. В этом состоит принципиальное отличие этих биотопов.

4.2.3. Общая характеристика ледового зооценоза

Характерной чертой ледового зооценоза является большое различие видового состава животных, населяющих толщу льда и его нижнюю поверхность, что дает основание для выделения в вертикальной структуре экосистемы двух самостоятельных фаунистических сообществ, функционирующих независимо друг от друга: 1) сообщество криоинтерстициальной фауны, в которой доминирующую роль играют нематоды, и 2) сообщество криопелагической фауны, в которой преобладают ракообразные (главным образом амфиподы) и рыбы.

Анализ видового состава ледовой фауны показал, что только два вида — амфипода *Apherusa glacialis* и нематода *Theristus melnikovi* пов. sp. (Чесунов, 1986) — известны для ледового субстрата; остальные животные (около 50 видов) широко представлены как в планктоне, так и в бентосе СЛО. Хотя не всех животных криоинтерстициальной фауны удалось идентифицировать до вида, однако уже сейчас можно уверенно говорить о низкой степени эндемизма ледовой фауны. Причиной тому, вероятно, является относительная молодость экосистемы морского льда. С позиции современных представлений о темпах видообразования, времени (с конца плейстоцена) было, по-видимому, недостаточно для формирования новых типично ледовых видов. Поэтому заселение льда животными (как, собственно, и одноклеточными водорослями) происходило из планктона и бентоса, причем происходил отбор таких форм, которые оказывались наиболее приспособленными к обитанию в специфических условиях ледового субстрата. Вероятно, этим можно объяснить большое сходство жизненных форм криоинтерстициальной фауны льда и интерстициальной фауны, например мягких грунтов: в обоих случаях доминируют нематоды, турбеллярии, клещи, тинтинниды (Гальцова, 1976; Кусакин и др., 1974; Kern, Carey, 1983; Chengalath, 1985 и др.). Аналогичное сходство наблюдается и между животными, обитающими на нижней поверхности льда и на грунте. Д. Мор (Mohr, 1959), желая подчеркнуть подобие условий обитания и состава фаун этих субстратов, называл криопелагическую фау-

ну анакатобентосом (бентос, ходящий кверху ногами). По такой аналогии биотоп нижней поверхности льда можно рассматривать как зеркальное отражение дна.

Отмечено большое сходство жизненных форм морских льдов Северного и Южного полушарий. Как в арктической, так и в антарктической биогеографической зонах экологические ниши в биотопе нижней поверхности льда заняты одними и теми же «исполнителями» (термин Л. Д. Зенкевича), в основном амфиподами и рыбами, что подтверждает точку зрения А. П. Андрияшева и Е. Н. Грузова о биоплярности ледовых сообществ Арктики и Антарктики (Андрияшев, Грузов, 1974).

Выводы

Из представленных в данной главе материалов следует, что видовой состав ледовых организмов, населяющих толщу льда и обе его поверхности, неоднороден. В их распределении выявлена четкая вертикальная зональность.

1. Нижняя поверхность льда включает водоросли, образующие массовые скопления бентического и планкто-бентического типа, а также водоросли, селящиеся среди кристаллов льда. Это главным образом диатомовая флора, среди которой доминируют *Melosira arctica*, *Chaetoceros karianus*, *Gomphonema exiguum* (бентический тип), *Fragilaria striatula*, *Gomphonema kamtschaticum*, *Navicula vanhoeffenii*, *Nitzschia sigma* (планкто-бентический тип) и *Navicula kariana*, *N. spicula*, *Gomphonema exiguum* (криофильный микрофитобентос). Выявлено высокое сходство в видовом составе флоры, развивающейся на нижней поверхности льда.

Фауна, обитающая на этой поверхности, насчитывает 48 видов, из которых 81% приходится на Arthropoda. По степени биотопической связи она поделена на две основные и одну второстепенную экологические группировки: 1) автохтонная фауна, включающая 12 видов (6 видов — амфиподы, 2 — копеподы, 1 — мизиды, 1 — полихета и 2 вида — рыбы); 2) аллохтонная фауна из 9 видов (главным образом планктонные копеподы); 3) фауна, представленная видами, встречающимися у льда случайно, 1—2 раза (ксенокриобионтная фауна).

2. В толще льда выделены два растительных сообщества, развивающиеся независимо друг от друга: первое — диатомовое, состоящее в основном из морских представителей *Pennatophyceae*, характерных для микрофитобентоса АМ, среди которых доминируют *Nitzschia groupii*, *Nitzschia* sp. aff. *polaris*, и второе — сообщество зеленых водорослей, представленных пресноводными формами, среди которых доминируют *Ancylonema nordenskioldii*, *Chlamydomonas* sp., *Cryptocystis brevispina*, *Trochiscia americana*, *T. ctyophila*. Диатомовое сообщество приурочено к нижнему слою, а сообщество зеленых водорослей — к верхнему.

Из животных, постоянно обитающих в толще льда, выявлены нематоды, турбеллярии, клещи и простейшие. Это собственно автохтонная криоинтерстициальная фауна многолетних льдов. Из животных, обитающих у нижней поверхности, во льду встречены только молодь амфиподы *A. glacialis* и гарпактициды *T. furcata*. Это представители аллохтонной криоинтерстициальной фауны льда.

3. Население верхней поверхности льда представлено главным образом пресноводными зелеными водорослями (*Chlorophyta*), среди которых доминируют *Chlamydomonas nivalis* и *Ancylonema nordenskioldii*. Представители других групп — *Cyanobacteria*, *Chrysophyta*, *Fungi*, имеют подчиненное значение. Диатомовые водоросли, образующие массовые скопления на нижней поверхности и в нижнем слое льда, здесь не развиваются. Фауна в этом биотопе не обнаружена.

Глава 5. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОСИСТЕМЫ

Как известно, в тропических и экваториальных водах энергетический потенциал функционирующих сообществ поддерживается за счет круглогодичного фотосинтеза в условиях суточного ритма дня и ночи и высокой мало изменяющейся температуры. Сезонные изменения здесь недостаточно четко выражены.

В водах умеренных широт проявляется сезонный характер в функционировании сообществ. Хотя суточный ритм освещенности сохраняется круглый год, температура изменяется в широких пределах. Вследствие сильных колебаний последней у организмов, обитающих в этих водах, выработались различные адаптации, позволяющие им переживать неблагоприятное время года, в частности диапауза, спячка и анабиоз у различных беспозвоночных и млекопитающих (Бахметьев, 1912; Зернов, 1928; Калабухов, 1936; Шмидт, 1955; Лозина-Лозинский, 1972 и др.), образование покоящихся спор у одноклеточных водорослей (Гусева, 1947; Михайлова, 1960; Кожова, 1961; Кашкин, 1964 и др.), синтез и накопление стойких к низкой температуре запасных веществ у насекомых (Baust, Lee, 1981), ракообразных (Sargent, 1976), рыб (De Vries, Eastman, 1978) и др.

В высоких полярных широтах морские экосистемы, как, собственно, и наземные, например экосистема тундры, функционируют в условиях резких колебаний температуры и продолжительных полярных дня или ночи. Суточные ритмы проявляются только весной и осенью. За короткое полярное лето организмы успевают пройти полный или частичный цикл своего развития, а с наступлением полярной ночи, когда температура резко падает, проявляют весь спектр адаптаций, характерных для организмов умеренных широт в зимнее время.

АБ находится в географической зоне, где имеют место особые условия, накладывающие характерный для этого района отпечаток на развитие его сообществ. В чем специфичность этих условий и чем они отличаются от таковых в других районах СЛО, например в АМ? Вся площадь СЛО занята сплошным ледовым покровом в течение 9—10 мес, причем акватория АБ практически остается занятой мощными многолетними льдами круглый год, а частичное разрежение в июле-сентябре приходится главным образом на акваторию АМ. Согласно концепции о биологических сезонах в АМ, которую развили П. П. Ширшов (1937) и В. Г. Богоров (1938), вегетация арктического фитопланктона определяется временем вскрытия ледового покрова (начало проникновения света в воду), и продолжительность вегетационного периода, по их данным, составляет 1,5—2,0 мес. Продукция, создаваемая водорослями в это время, является энергетической основой для развития здесь планктонных и бентосных сообществ. Поскольку поверхность АБ не разрезается ото льда, то, по-видимому, концепция П. П. Ширшова и В. Г. Богорова на АБ не распространяется, и идею о функционировании его сообществ, вероятно, следует строить из других принципов. Новая концепция, которую предстоит здесь доказать, состоит в следующем.

В полярный день, когда температура воздуха растет и лед «прогревается», в экосистеме льда создаются условия, благоприятные для развития ее сообществ. В этот период интенсивно идет фотосинтез, и экосистема работает в режиме накопления органического вещества (фотоавтотрофный режим функционирования). В полярную ночь, когда температура воздуха падает и лед сильно охлаждается, все организмы, биотопически с ним связанные, переживают неблагоприятное время года, используя различные формы адаптации к низкой температуре и темноте. В это время фотосинтеза нет и лед частично возвра-

щает запасенные в полярный день органические вещества в воду, которые потребляют организмы, живущие в полярную ночь (гетеротрофный режим функционирования экосистемы).

Для доказательства данной концепции необходимо прежде всего рассмотреть принципы построения и функционирования экосистемы льда. Отсюда, основные цели данной главы — установить функциональные связи между абиотическими и биотическими частями экосистемы — биотопом и биоценозом, показать механизм функционирования, обеспечивающий стабильное развитие сообществ на всех стадиях сукцессии ледяного покрова, а также показать основные закономерности устойчивого существования экосистемы в географических масштабах бассейна. Поскольку экосистема льда является одной из составных частей экосистемы пелагиали СЛО, то важно также оценить вклад ее продукции в биологическую продуктивность океана в целом.

5.1. Экологическая структура

Она определяется единством двух взаимосвязанных компонентов экосистемы: биотопа и биоценоза. Исходя из представлений об особенностях физического строения биотопа, рассмотренных в главе 3, и видового состава ледовых организмов, обсуждавшихся в главе 4, дадим здесь общую схему экологической структуры льда, которой будем придерживаться в дальнейших рассуждениях о функционировании экосистемы. Схема (рис. 26) отражает зимнее *а* и летнее *б* состояния льда в соответствии с температурой в эти сезоны. Масштабы элементов структуры и их размеры даны на схеме условно.

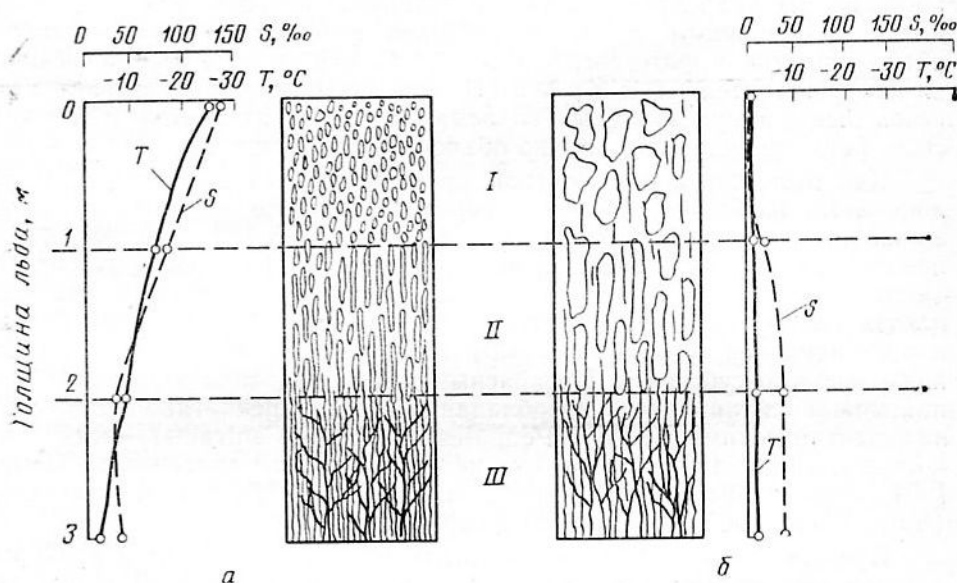


Рис. 26. Кристаллическая структура в период зимней (*а*) и летней (*б*) стабилизации температуры льда и солености жидкой фазы:

I — зона обитания пресноводных зеленых и синезеленых водорослей; *II* — переходная зона; *III* — зона обитания морских диатомовых водорослей и криоинтерстициальной фауны.

Зимой в нижнем слое доминируют образования в виде тонких длинных пленок и каналов стока, в среднем — в виде капилляров и частично ячеек, а в верхнем — в основном в виде ячеек. Летом при по-

вышении температуры стенки кристаллов, окружающие ячейки в верхнем слое, начинают таять и объем последних увеличивается: они сливаются друг с другом, образуя большие по размерам поры и каверны. При дальнейшем прогревании льда, тепловой поток достигает среднего слоя и охватывает таяние кристаллов вокруг капилляров, объем которых увеличивается. В это время процесс внутриобъемного таяния охватывает главным образом верхний и средний слои и не затрагивает нижний, так как температура здесь почти не изменяется, поэтому его кристаллическая структура остается без изменений.

Таким образом, в толще льда при переходе от нижней к верхней поверхности, форма и размеры межкристаллических пространств и условия среды изменяются, причем максимальные перепады температуры и солености, а также изменения кристаллической структуры приходятся на верхний слой, а минимальные — на нижний.

С данной структурой связаны два растительных сообщества: первое, составленное из диатомовых водорослей, обитает в нижнем слое, а второе, составленное в основном из зеленых водорослей, приурочено к верхнему. Оба сообщества обитают в различных условиях среды: верхнее растительное сообщество подвержено воздействию максимального температурного градиента и градиента солености: минус 20—минус 30°C и более 100‰ зимой и около 0°C и 1‰ летом соответственно; нижнее, напротив, обитает в более-менее стабильных условиях действующих здесь температуры и солености, соответствующих значениям таковых в морской воде. Отсюда, как следствие, различие в толерантности водорослей по отношению к солености: в верхнем слое развиваются представители пресноводных форм, а в нижнем — морских.

В обоих сообществах не встречено ни одного вида, который можно было бы охарактеризовать как типично ледовый. Все водоросли, идентифицированные в составе ледовой флоры, хорошо известны в аркто-бореальной фитогеографической области: диатомовые встречаются как в планктоне, так и в бентосе морских водоемов, а зеленые и синезеленые — в пресноводных водоемах арктических земель и в снегу. Этот факт, по-видимому, можно объяснить следующим.

Как было показано, морской арктический лед приобрел свои современные экологические черты, вероятно, в конце плейстоцена. С позиций представлений о темпах видообразования время 100 тыс. лет — недостаточно велико, чтобы за это время можно было ожидать образования новых, типично ледовых, видов. Скорее всего, за это время происходил отбор из флоры бассейна таких водорослей, которые оказывались наиболее приспособленными к обитанию в специфических условиях ледового субстрата. Прекрасным подтверждением этой точки зрения может служить факт преобладания во льду пennisных водорослей над центрическими (89% — Pennales и 11% — Centrales) — факт, на который обращали внимание многие исследователи арктической (Gran, 1904; Усачев, 1946, 1949; Horner, Alexander, 1972) и антарктической (Bunt, Wood, 1963; Krebs, 1978) флоры.

Прежде всего необходимо отметить соответствие форм и размеров ледовых организмов и межкристаллических пространств. Длинные чевицеобразные формы пennisных водорослей, змееобразные формы нематод, тонкие, вытянутые, пластичные формы турбеллярий и другие удачно «вписываются» в формы межкристаллических образований нижнего слоя. Как животные, так и одноклеточные водоросли имеют максимальные размеры по длине и минимальные по ширине тела, что соответствует линейным размерам межкристаллических образований. Так, турбеллярии (длина 5 мм и ширина 1 мм) обнаружены в нижнем слое, где средний диаметр каналов стока равен 7 мм, т. е. больше ширины этих животных. Здесь же обитают нематоды; при длине 5—8 мм их

ширина 150—300 мкм, что значительно меньше размеров каналов. Тинтиниды (диаметр домика около 20 мкм), встречающиеся в среднем и верхнем слоях, по размеру также меньше капилляров (около 150 мкм). Размеры бесцветных жгутиконосцев и амёб, одноклеточных зеленых и синезеленых водорослей значительно меньше размеров ячеек верхнего слоя, где они обитают. Важно отметить, что пластичность и вытянутость форм животных и водорослей, их способность к передвижению в узостях среди кристаллов удачно соответствуют физической структуре льда. Вероятно, эта особенность строения льда способствовала отбору таких организмов, которые оказывались наиболее приспособленными к обитанию в лабиринтах межкристаллических пространств.

Их аналогами, по-видимому, могут быть бентосные организмы. Действительно, как и кристаллическая структура льда, структура, например, мягкого, песчаного грунта представляет собой плотную массу разнообразных по форме и размерам песчинок (аналоги кристаллов во льду), между которыми в капиллярных пространствах (межкристаллических пространствах) находится поровая или иловая вода (аналог рассолов). В обоих случаях жидкие фазы грунта и льда находятся под действием гидростатического давления: в первом случае на поровые воды давит столб воды, находящийся над грунтом, а во втором — на рассолы воздействует давление, приблизительно равное архимедовой силе погруженного в воду льда. Понятно, что действие абиотических факторов в обоих биотопах сильно различается, однако сходство в жизненных формах их обитателей большое.

Видимо, наличие свойств, характерных для твердых субстратов, послужили основной причиной эволюционного отбора из микрофлоры бассейна пеннатных водорослей, доминирующих в составе арктического микрофитобентоса (Бондарчук, 1970; Hogner, Schader, 1982). В последнем навикулевая и нитцшевая флора определяет ее качественный и количественный состав, и именно эта же флора обильна среди ледовых диатомей (47 видов рода *Navicula* и 19 — *Nitzschia* соответственно или 45% всех встреченных видов среди диатомовых). Согласно А. П. Жуке (1968), *Centrales* — группа более древняя, чем *Pennales*: представители первой наиболее приспособлены к обитанию в планктоне, а последней — в бентосе. Как более древняя группа, центрицы обладают наиболее совершенными способами соединения клеток в колонии, а наличие специальных приспособлений типа хет у *Chaetoceros* дает преимущества в увеличении их плавучести. А. П. Скабичевский (1960) называет водоросли этой группы «парящими» вследствие наличия у них ряда морфологических признаков, позволяющих центрицам обрывать большие колонии и свободно удерживаться в воде.

Пеннатные водоросли большей частью лишены (или, по крайней мере, они редуцированы) тех признаков (шипы, рога, хеты и т. п.), которые имеются у центриц, и это различие, вероятно, можно связать с тем, что условия обитания в воде и на дне сильно различаются. В первом случае колонияльность у центриц можно рассматривать как одну из форм адаптации к обитанию в планктоне (Беклемишев, 1969), во втором — она полностью утрачивается. Отмечу, что ни в одной из просмотренных 98 проб льда не были обнаружены колонияльные клетки. Этот феномен, столь характерный для планктонных (как центрических, так и пеннатных) водорослей, во льду не проявляет себя вообще. Все преимущества организации, свойственные колонияльности диатомей в планктоне (увеличение плавучести водорослей, защита от выедания зоопланктоном и др.), нивелируются в толще льда, поскольку здесь нет травоядного зоопланктона, нет необходимости удерживаться в толще воды вследствие связи с субстратом.

Кроме того, нельзя не учитывать такое препятствие для развития колоний, как узость межкристаллических пространств. Последний фактор, вероятно, играл немаловажную роль в отборе водорослей, обладающих подвижностью.

В отличие от парящих центрических водорослей пеннатные относятся к активно двигающимся формам. Хотя для некоторых центриц (*Cylindropixis tremulans*, *Coscinodiscus janischii*) показана способность к движению (Прошкина-Лавренко, 1974; Hendey, 1964), однако по интенсивности движения центрицы значительно уступают пеннатым (Бондарчук, 1979). Подвижность этой группы диатомовой флоры в специфических условиях ледового субстрата приобретает важный экологический смысл. Узость межкристаллических пространств, термодинамическая изменчивость кристаллической структуры, постоянный процесс нарастания льда, постоянная изменчивость абиотических факторов среды (освещенности, температуры, солености и др.) в целом, вероятно, способствовали эволюционному отбору пеннатных форм, обладающих способностью двигаться, а следовательно, способностью избегать неблагоприятных условий для их развития, другими словами, двигаться в сторону физиологического оптимума — туда, где лучше освещенность, теплее, выше концентрация биогенных веществ и т. п. Подтверждением этого предположения могут быть ныне хорошо известные факты о способности бентосных пеннат двигаться по вертикали вглубь грунта и обратно, следуя приливо-отливным ритмам (Hopkins, 1965), за ритмами освещенности (Taylor, 1964) и температуры (Hopkins, 1963). В связи с тем, что большинство идентифицированных ледовых пеннат — *Navicula*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Pleurosigma*, *Gomphonema*, *Surirella* и другие, — хорошо известные в микрофитобентосе подвижные формы (Бондарчук, 1970; 1979), можно уверенно предполагать, что подвижность этих пеннат сохраняется и во льду.

В заключение можно добавить, что при обитании в колониях свободная поверхность клеток меньше, чем у одиночной клетки, а следовательно, у колоний ухудшаются условия минерального питания и доступ света и соответственно, наоборот, — у одиночной. В условиях лимитирования света (в зоне обитания диатомового сообщества в нижнем слое) это преимущество пеннатных водорослей перед центрическими также очевидно.

Если эволюционный отбор водорослей, обитающих в нижнем слое, происходил из планктона и бентоса СЛО, то флора верхней поверхности и прилегающего слоя льда имеет совершенно иное происхождение: все обнаруженные здесь водоросли (*Chlorophyta*, *Cyanophyta*) являются широко распространенными видами, как в пресноводных водоемах арктических, так и в других фитогеографических областях. Доминирующие виды этих групп — *Ancylonema nordenskiöldii*, *Chlamydomonas nivalis*, *Cryocystis brevispina*, *Trochiscia nivalis*, *Scotiella nivalis* — встречаются в снегу и на ледниках от уровня моря до высоты 3000 м в Арктике (Шпицберген, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Аляска, Гренландия), на ледниках Европы, Азии, Северной и Южной Америки, в Антарктике (Kol, 1968). Такое широкое распространение этих водорослей по всему Земному шару можно объяснить высокой приспособленностью клеток снежной флоры к обитанию в экстремальных условиях среды (резкие перепады температуры, жесткое облучение солнечной радиацией и др.). Клетки этих водорослей имеют прочную оболочку, жгутики, с помощью которых они могут активно передвигаться в снегу (до 20 см/сут, Nohan, 1975). Температурный оптимум их роста лежит около 0°C. Способность продуцировать запасные вещества (масло, крахмал), а также сохраняться в виде покоящихся спор при похолодании можно рассматривать как одну из форм адап-

тации водорослей этих видов — выживать в условиях глубокого охлаждения и длительного отсутствия света (Hoham, 1975; Kaweska, Drake, 1978). Образование покоящихся спор имеет важный экологический смысл, поскольку оно способствует не только выживаемости водорослей, но и их расселению по акватории бассейна. Дело в том, что выпадающие на поверхность льда споры могут захватываться потоками воздуха и тем самым переноситься на большие расстояния с воздушными массами. Вполне возможно, что такой способ переноса спор снежных водорослей способствовал широкому их расселению по акватории СЛО и, в свою очередь, это может служить объяснением высокого сходства видового состава данного растительного сообщества с таковым снежной флоры континентов Северного полушария.

Что касается общности криоинтерстициальной и криопелагической фаун, то их видовой состав настолько различается, что можно говорить о совершенно различных фаунистических сообществах, приуроченных к совершенно различным по свойствам среды биотопам: толще льда и границе раздела вода — лед. Основная причина различия видового состава состоит в том, что размеры ракообразных криопелагической фауны значительно превосходят размеры межкристаллических пространств нижнего, и тем более среднего, слоев. Кроме того, особенности плавательных движений этих животных таковы, что им трудно свободно перемещаться в узостях между кристаллами. В данном случае границу раздела двух сред — воды и льда — можно сравнить с фильтром, пропускающим только тех животных, которые по своим размерам меньше размеров его пор. Так, например, из ракообразных криопелагического биоценоза в составе криоинтерстициальной фауны были встречены только *Tisbe furcata* и молодь *Apherusa glacialis*, поскольку размеры этих животных удачно «вписываются» в размеры межкристаллических пространств этого слоя.

Привлекает внимание сходство жизненных форм животных бентоса и льда. Как известно, среди животных придонного бентоса довольно часто важную роль играют некто-бентические формы, например такие, как амфиподы (Голиков, Аверинцев, 1977). Эта же группа ракообразных составляет основу автохтонной криопелагической фауны (Мельников, Куликов, 1980). В обоих случаях животные используют твердый субстрат для укрытия от врагов, для прикрепления и удержания на сильных течениях, как пастбище и др.

Аналогичное сходство наблюдается и между интерстициальными фаунами льда и бентоса.

Показано (Кусакин и др., 1974; Гальцова, 1976; Бурковский, 1978 и др.), что в мейобентосе литорали илистых и песчаных грунтов встречаются *Nematoda*, *Turbellaria*, *Halacarina*, *Harpacticoida*, *Cyclopoida*, *Tintinnoidea* и др., т. е. те же группы, что в нижнем слое льда. В вертикальном распределении этих животных наблюдаются схожие закономерности. Так, в верхнем (0—5 см) слое песчаных осадков обитают мелкие ракообразные, а ниже (5—10 см), где песчинки более мелкие, чем наверху, а следовательно, меньше размеры пор, ракообразные сменяются нематодами. Такая смена доминирования, несомненно, объясняется изменением плотности грунта: более рыхлые и неплотные осадки наверху соответствуют зоне обитания ракообразных (во льду нижний слой с развитой системой крупных по размерам каналов стока — зона обитания гарпактикоид, амфипод, турбеллярий и нематод), а более плотные, высокодисперсные осадки, лежащие глубже от поверхности, — нематодам (во льду, слоях с тонкими капиллярами — зона обитания нематод, тинтиннид, амев).

Таким образом, в экосистеме льда четко выделяются два флористических и два фаунистических сообщества, приуроченных к различ-

ным биотопам. У первых — сообщество морских диатомовых водорослей связано с нижним слоем, а зеленых и синезеленых — с верхним соответственно, у вторых — сообщество криопелагических животных приурочено к нижней поверхности льда, а криоинтерстициальных — главным образом к нижнему и среднему слоям. Понятно, что такое выделение сообществ — условно, поскольку в природе они переплетены друг с другом, как например, связаны вместе в нижнем слое диатомовые водоросли и животные криоинтерстициальной фауны, поэтому имеет смысл рассматривать их не раздельно, а совместно — на основании биотопической принадлежности. Тогда, исходя из этого принципа, в экосистеме льда можно выделить три биоценоза, относящихся к трем разным биотопам: толще льда и поверхностям раздела вода — лед и лед — воздух. Биотоп нижней поверхности включает биоценоз, состоящий из криопелагической диатомовой флоры бентического и планктобентического типов и криопелагической автохтонной и аллохтонной фауны. С биотопом толщи льда связан биоценоз, в состав которого входят криоинтерстициальная флора диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей и криоинтерстициальная фауна нематод, турбеллярий, гарпактицид и других животных. Биотоп верхней поверхности занят биоценозом, в который входит в основном криоэпонтическая флора.

Давая такое биотопическое подразделение экосистемы, необходимо отметить, что между растительными сообществами толщи льда и его поверхностей имеется большое сходство. Особенно оно проявляется в пограничных зонах: верхняя поверхность — верхний слой льда и нижняя поверхность — нижний слой льда. Основное различие между ними приходится только на доминирующие виды, что и дает основание для выделения, например, сообществ *Melosira arctica* в биотопе нижней поверхности льда и сообществ *Nitzschia kariana* и *Nitzschia* sp. aff. *polaris* в биотопе толщи льда. Аналогичная ситуация складывается и в верхних отделах. Так, на поверхности и в верхнем слое льда флора представлена в основном пресноводными формами двух типов (*Chlorophyta* и *Cyanophyta*), но доминирование в обоих биотопах различается: наверху преобладают *Chlamydomonas nivalis* и *Ancylonema nordenskiöldii*, а в пограничном с поверхностью слое льда — *Trochiscia americana*, *T. cryophyla*, *Cryocystis brevispina*.

Рассмотрев подробно экологическую структуру, попытаемся теперь ответить на вопрос — как работает механизм, обеспечивающий стабильное существование сообществ в пределах вертикальной кристаллической структуры льда и в пределах географических масштабов бассейна?

5.2. Стабильность экосистемы

Рассмотренные в предыдущем разделе сообщества обсуждались с позиций квазистационарного состояния кристаллической структуры льда. Поскольку в течение года она постоянно изменяется вследствие летнего стайвания верхнего слоя и зимнего компенсационного нарастания нижнего, то нужно обсудить распределение сообществ и с позиций динамики льда.

5.2.1. Устойчивость вертикальной структуры

Чтобы иметь более четкое представление о механизме, обеспечивающем стабильное существование сообществ, сравним толщу льда и обитающие в нем организмы с движущейся лентой эскалатора (ана-

лог льда) и находящимися на нем людьми (аналог ледовых организмов). Поставим людей на эскалаторе, подобно тому, как расположены водоросли во льду: одна группа будет находиться внизу, подобно морским диатомовым водорослям нижнего слоя, а другая — наверху, подобно зеленым пресноводным водорослям верхнего слоя. Представим движение ленты в направлении снизу вверх соответственно направлению движения слоев растущего льда.

Когда люди будут стоять неподвижно, они в конце концов окажутся наверху; если будут идти по ленте со скоростью ее движения, то подъема наверх не последует и они будут оставаться в первоначальном положении до тех пор, пока встречные скорости движения будут одинаковыми. В случае, когда люди в каждой группе будут идти с разными скоростями (равной, большей или меньшей скорости движения ленты), то одна часть людей останется в своем исходном положении, другая сойдет вниз на платформу, а третья будет поднята наверх.

Перейдем теперь от этой модели к тому, что происходит с растительными сообществами в толще льда.

Летом, когда наступает таяние и происходит абляция верхнего слоя, водоросли, находящиеся здесь в рассоловых ячейках, перемещаются вниз под действием гравитационного стока, и к концу таяния они оказываются включенными в бывший средний слой, который к этому времени становится верхним. Зимой, после компенсационного нарастания снизу, среднеравновесная толщина восстанавливается и зеленые водоросли, составляющие сообщество верхнего слоя, оказываются на прежнем уровне. В данном случае их движение аналогично движению людей со скоростью, равной скорости эскалатора. При мощном таянии во льду образуются большие очаги внутриобъемного таяния — полости, заполненные талой водой. В зависимости от интенсивности таяния количество полостей и их размеры изменяются. Когда их много, то талая вода может просачиваться вниз до границ нижнего слоя. Естественно предположить, что вместе с талой водой вниз переносятся и водоросли. Вероятно, так можно объяснить нахождение *Ancylonema nordenskiöldii*, *Trochiscia coryphila* и других представителей сообщества зеленых водорослей в пределах всего среднего слоя, а иногда на верхней границе нижнего (см. Приложение, табл. 2).

Помимо пассивного переноса водорослей с талой водой под действием гравитационного стока, который наблюдается главным образом летом, они могут переноситься и с рассоловыми ячейками. Последний перенос характерен для зимнего состояния льда, когда наблюдается активизация движения рассола в поле высокого температурного градиента. Вероятно, этот способ переноса может служить объяснением проникновения за зиму зеленых водорослей *Ancylonema nordenskiöldii*, *Chlamydomonas* sp., *Cryocystis brevispina*, *Trochiscia americana* и *T. coryphila* из верхнего слоя 0—60 см, где они встречались осенью, в нижележащие слои 60—180 см (СП-23, сентябрь-октябрь 1977 г. — апрель 1978 г., общая толщина льда 279 см) (см. Приложение, табл. 2).

Таким образом, часть водорослей пресноводного сообщества,двигающегося навстречу тающему и нарастающему льду со скоростью, равной скорости движения последнего, остаются в пределах зоны обитания и на следующий год дают начало новой генерации. Другая часть водорослей,двигающихся с большей скоростью, выносятся за пределы своей зоны и там либо погибают, либо «ждут», когда они будут подняты наверх при очередном процессе ледотаяния. Поддержанию стабильности популяций пресноводного сообщества способствуют, с одной стороны, движение водорослей навстречу растущему льду; с другой — подпитывание популяций этих водорослей навеванием в результате переноса клеток воздушными массами с континентов, где они встреча-

ются в больших количествах (Kol, 1968), и выпаданием здесь с атмосферными осадками. Такой возможный способ заселения пресноводными водорослями верхней поверхности арктического морского льда обсуждал ранее П. И. Усачев (1946).

Аналогично движется диатомовое сообщество, но у него есть свои специфические особенности.

Во-первых, температурные условия нижнего слоя более мягкие, чем верхнего, где температура падает зимой до минус 20—минус 30°C. Диатомовые водоросли, попадающие в такие условия, не выдерживают резкого перепада температуры и погибают. Напротив, как было сказано выше, зеленые водоросли, «проскакивающие» из зоны жестких температурных условий в зону более мягкой температуры, могут выжить и затем быть снова поднятыми в «свою» зону. Для морских диатомей эту зону с летальной для их клеток температурой можно рассматривать как стерильную область выселения, а для зеленых пресноводных водорослей — как переходную (в понимании К. Беклемишева, 1969).

Во-вторых, часть водорослей, которые по аналогии с обсуждавшейся выше моделью движутся со скоростью, превышающей скорость роста льда, выходят из него и попадают в воду. Зимой, когда идет интенсивное охлаждение толщи льда, рассол выжимается из межкристаллического пространства нижнего слоя. Если вспомнить, что в это время года соотношение осцилляционных потоков рассола и морской воды в каналах стока равно 4:1 (см. 3.1), то соответственно с выводом рассола теряется и часть диатомовых. Это было хорошо заметно по уменьшению качественного состава водорослей, которое наблюдалось в апреле 1978 г. на СП-23 после того, как лед прозимовал с октября 1977 г. (данные наблюдений на полигоне приведены в Приложении, табл. 2). Именно такой способ вывода водорослей из льда в воду можно рассматривать как один из способов отдачи органического вещества, синтезированного и накопленного во льду в полярный день, организмам, обитающим на нижней поверхности льда в полярную ночь (Мельников, 1980).

И, в-третьих, диатомовое сообщество льда постоянно подпитывается поступлением водорослей из воды, т. е. из фитопланктона. Поскольку среди типичных бентосных форм были встречены также и планктонные формы, то по высокому сходству видового состава фитопланктона и ледовой флоры можно судить о степени влияния состава первого на последний. Движение этого потока водорослей можно сравнить с подвозом новых пассажиров к платформе, откуда начинается свое движение эскалатор. Устойчивость диатомового сообщества (см. Приложение, табл. 2) говорит о том, что часть водорослей движется также навстречу растущему льду со скоростью, равной скорости его нарастания, что способствует сохранению видового состава диатомовой флоры в пространстве и времени.

Наряду с пассивным переносом водорослей (гравитационный сток, движение рассоловых ячеек) нельзя не принимать во внимание и собственное движение клеток. Скорость движения одиночных пennis достаточно высока и достигает 25 мкм/с (Nullsch, 1962; Jarosch, 1962), поэтому способность собственного передвижения следует, вероятно, рассматривать также как один из активных способов расселения водорослей в толще льда. Хотя некоторые одноклеточные могут «проходить» до 20 см/сут (Nohan, 1975), этот способ расселения, по-видимому, играет важную роль только в нижнем слое, где жидкая фаза находится в виде длинных пленок и каналов, открывающихся в воду, а не в среднем, и тем более в верхнем, где жидкая фаза «разорвана» на ряд изолированных друг от друга капилляров и ячеек. В последних клетки

двигаются только в пределах этих образований, а по отношению к толще льда их перемещение осуществляется вследствие пассивного переноса с рассоловыми ячейками, о чем говорилось выше.

Изложенное о механизме расселения водорослей в толще льда в равной степени относится и к животным криоинтерстициальной фауны. Можно только добавить, что у последних подвижность (особенно у нематод и турбеллярий), вероятно, играет в расселении большую роль, чем у диатомовых водорослей, вследствие большей скорости передвижения в среде.

5.2.2. Устойчивость в масштабах бассейна

Итак, мы рассмотрели механизм, обеспечивающий стабильность сообществ в пределах вертикальной структуры льда. Теперь следует обратиться к рассмотрению механизма, регулирующего стабильность сообществ в пределах географического масштаба СЛО. Последний вопрос очень важен, поскольку он непосредственно связан с стабильностью экосистемы в целом. Как было изложено ранее, ежегодно из бассейна выносятся в районы Северной Атлантики около 10% всех льдов, т. е. ежегодно теряется около 10% всех элементов экосистемы льда — биогенов, органики, организмов и т. п. В связи с тем, что обратной циркуляции, возвращающей льды в СЛО, нет, все выносимые элементы экосистемы безвозвратно теряются, поэтому с позиций равновесного баланса ледового покрова в бассейне должен быть своего рода компенсатор этих потерь.

В пределах Антициклональной циркуляции льды дрейфуют по замкнутой траектории и все организмы, биотопически с ними связанные, теоретически остаются в пределах этой циркуляции бесконечно долго. На примере данных наблюдений за развитием сообществ во время 9-летнего дрейфа станции СП-22, который проходил по антициклональной траектории в Американо-Европейском суббассейне, можно предполагать, что такая стабильность действительно существует. Так, летом 1975 г., когда станция находилась в точке 83° с. ш., 177° з. д., в составе флоры верхней поверхности были выявлены доминирующие по численности *Ancylonema nordenskioldii* и *Chlamydomonas nivalis* (Мельников, 1980). Среди диатомовой флоры льда были отмечены pennатные водоросли, среди которых доминировали *Nitzschia grunowii*, *Gomphonema kamtschaticum*, *Nitzschia closterium*, *Navicula septentrionalis*, *N. transitans* и др. (Беляева, 1980). На нижней поверхности льда были обнаружены массовые скопления *Melosira arctica* и здесь же были пойманы амфиподы *Apherusa glacialis*, *Gammarus wilkitzkii*, *Pseudalibothrus panseni* и другие животные (Мельников, 1980; Мельников, Куликов, 1980). Спустя пять лет, зимой 1980 г., когда станция находилась на шельфе Восточно-Сибирского моря к северо-западу от о-вов Де Лонга, т. е. в точке, диаметрально противоположной ее нахождению в 1975 г., в составе флоры и фауны были обнаружены все перечисленные виды. Хотя за время дрейфа кристаллическая структура полностью обновилась, качественный состав организмов (на примере доминирующих видов), населяющих биотопы толщи льда и его поверхностей, сохранился. Этот факт дает основание рассматривать район Антициклонального дрейфа льда, т. е., по сути дела, почти всю площадь Американо-Европейского суббассейна, как район устойчивого существования сообществ.

В зоне Трансарктического выноса льда механизм функционирования его сообществ остается тем же, что и в пределах Антициклонального круговорота. Основанием для этого утверждения являются

данные наблюдений за составом сообществ, которые изучались на СП-22 в апреле 1981 г. Год спустя, после наблюдений в апреле 1980 г., станция СП-22 не попала на траекторию Антициклонального дрейфа, а пошла по пути Трансарктического выноса льда. За это время качественный состав ледовых организмов частично изменился, однако сохранились доминанты растительных сообществ биотопов верхней поверхности, толщи льда и нижней поверхности, а также доминанты криоинтерстициальной и криопелагической фаун.

Аналогичный вывод можно сделать и по данным наблюдений на СП-23, которая дрейфовала также в Трансарктической зоне: весной 1978 г. (88° с. ш., 144° в. д.), год спустя после начала работ весной 1977 г. (77° с. ш., 165° в. д.), качественный состав флоры и фауны сохранился. Хотя механизм функционирования сообществ сохраняется, продолжительность их жизни уже определяется временем пребывания льда в этой зоне: 2,5—3,0 года (среднее время выноса дрейфующих станций СП от шельфа Восточно-Сибирского моря до пролива Фрама). В случае, если льды из этой зоны вовлекаются в Антициклональный дрейф, устойчивое функционирование сообществ продолжает сохраняться (пример стабильности сообществ СП-22 в Антициклональном круговороте), а в случае, когда дрейф льдов из этой зоны направлен по одному из трех направлений — в пролив Фрама и проливы между островами сибирского и канадского шельфа, то вследствие таяния льдов в этих районах стабильность сообществ нарушается.

С биогеографических позиций (Беклемишев, 1969) Антициклональный круговорот можно рассматривать как область стабильного существования сообществ, где они остаются долгое время вследствие наличия замкнутой циркуляции. В Трансарктической зоне сообщества поддерживаются за счет поступления извне (например, из Антициклонального круговорота), но, даже оставаясь здесь в течение двух-трех лет (время дрейфа льдов в данном районе), сообщества не могут удерживаться здесь неопределенно долгое время из-за непрерывного переноса в одном направлении (нестерильная область выселения сообществ). В районах выноса после таяния льда, а следовательно, после полного разрушения субстрата, все организмы переходят в воду и здесь вовлекаются в трофическую сеть бореальных сообществ (стерильная область выселения).

Ежегодная потеря экосистемы в стерильной области выселения, естественно, предполагает ее компенсацию в области стабильного существования и в нестерильной области выселения. Эти области занимают почти всю площадь АБ. Поскольку на его акватории ледовый покров в течение всего года практически не разрезается, то здесь не может быть достаточно заметного образования новых льдов, восполняющих потери выносимых из бассейна. В АМ разрежение ледового покрова происходит до 7 байлов (Захаров, 1981), поэтому можно предположить, что сезонные льды, образующиеся на открытой воде АМ, как раз и являются компенсатором тех потерь, которые имеют место в районах Северной Атлантики. Эта точка зрения уже рассматривалась в разделе о ледовом балансе. Здесь остается только обсудить сам механизм.

Основным источником формирования этих льдов является акватория Восточно-Сибирского и Чукотского морей. Образующиеся здесь за зиму однолетние льды заселяются с нижней поверхности морской диатомовой флорой, которая включается в кристаллическую структуру из планктона или из бентоса при ледообразовании. Пресноводная флора верхней поверхности попадает в этот биотоп навеванием в результате переноса спор водорослей с воздушными массами. Летом часть образующихся за зиму льдов тает, а часть их вовлекается в общую

крупномасштабную циркуляцию в АБ. Наличие на акватории бассейна ледовых вихрей микро- и мезомасштабного типа способствует распределению новообразующихся однолетних льдов среди старых многолетних АБ. Дальнейшая их «судьба» будет зависеть от того, в какую циркуляцию — Антициклональную или Трансарктическую — они попадают. В любом случае дальнейший контакт с окружающими многолетними льдами, несущими отличную от них флору и фауну, несомненно, должен приводить к обмену организмами. Одним из таких способов обмена, например, является расселение водорослей с талой водой. Этот способ расселения наблюдали летом 1977 г. на СП-23 (Мельников, 1979).

Летом, когда в воде снежниц развивались зеленые и синезеленые водоросли, часть талой воды сверху начинала дренировать вниз под лед и распространяться под его нижней поверхностью. По мере стока воды *Ancylonema nordenskioldii* и *Chlamydomonas nivalis* были обнаружены в тонком распресненном слое подо льдом. С образованием молодого льда на поверхности старого клетки этих водорослей оказывались включенными в его кристаллическую структуру. Таким образом, начиная развиваться на поверхности одного льда (например, в данном случае — многолетнего), и затем, попадая со стоком пресных вод под поверхность другого (например, однолетнего), клетки оказываются включенными в новую кристаллическую структуру. В последующие годы в результате работы механизма, обеспечивающего стабильность вертикальной структуры, клетки могут снова выйти на поверхность и дать начало новой генерации.

Таким образом, наличие сбалансированной связи между районами продуцирования (Восточно-Сибирское и Чукотское моря) и потребления (Северная Атлантика) льдов, особенности их циркуляции в совокупности с механизмом, поддерживающим постоянство видового состава ледовых организмов, определяют стабильное существование экосистемы арктического морского льда в географических масштабах СЛО.

5.3. Годовой цикл развития сообществ

Годовой цикл развития сообществ исследуемой экосистемы льда обсуждается по данным полигонных наблюдений на СП-23 в июне 1977 г. — апреле 1978 г. и на СП-22 в феврале-апреле 1980 г. — апреле 1981 г. Как на летней, так и на зимней стадиях все наблюдения выполнялись в пределах одного ледового массива, что позволяло выявлять качественные изменения видового состава сообществ и их количественные характеристики.

5.3.1. Летняя стадия

На летней стадии развития экосистемы прежде всего вызывает интерес фотосинтетическая активность ледовых водорослей, участвующих в продуцировании органического вещества. Он вызван прежде всего тем, что до сих пор не сделана количественная оценка интенсивности этого процесса. Имеющиеся в литературе данные по первичной продукции в Арктике (Соколова, Соловьева, 1967; Ведерников, Соловьева, 1972; Bursa, 1961; Hsiao et al., 1977; Hameedi, 1978; Grainger, 1979; Petersen, 1979, Subba Rao, Platt, 1984 и др.) были получены в районах, открывающихся летом ото льда, т. е. продукции фитопланктона. Оценка же продукции ледовых водорослей сделана только для сезонных льдов, причем только для его самого нижнего, контактирующего с водой тонкого слоя, заселенного диатомовыми водорослями (Clasby et al., 1973; Alexander, 1974; Matheke, Horner, 1974; Horner,

Schrader, 1982). Из работы Д. Субба и Т. Платта, сделавших сравнительный анализ по первичной продукции арктических вод, следует, что продукция ледовых водорослей составляет около 3% от таковой фитопланктона, т. е. вклад ледовой флоры в первичную продукцию водоема, частично занятого льдами, незначителен (Subba Rao, Platt, 1984).

Что касается АБ, постоянно занятого мощным ледовым покровом, то для него имеется всего лишь одна оценка первичной продукции фитопланктона, выполненная С. Инглишем на станции Т-3 в 1958 г. (English, 1961). Первичная продукция ледовой флоры, развивающейся в центральных районах СЛО, до сих пор не оценивалась.

Как известно, в низких и умеренных широтах фотосинтез морского фитопланктона проходит в условиях суточного ритма освещенности. Важной особенностью фотосинтеза в высоких широтах является то, что этот процесс проходит в условиях непрерывной освещенности. В этой связи интересны наблюдения В. Ли и В. Гаррисона (Li, Harrison, 1982), которые провели эксперимент по потреблению ^{14}C с целью выяснения кинетики ассимиляции углерода природными популяциями арктического фитопланктона в условиях полярного дня. Эксперимент проведен в водах северной части Баффинова залива (74° с. ш., 82° з. д., август 1980). На основании 32-часового эксперимента в условиях непрерывной солнечной радиации эти авторы пришли к выводу, что фотосинтез в арктических водах — непрерывный процесс, не зависящий от интенсивности света. Аналогичный вывод сделали ранее С. Эль-Сайед и Е. Манделли для антарктического фитопланктона (El-Sayed, Mandelli, 1965). Полученный вывод имеет хорошее экспериментальное подтверждение по культивированию морской диатомовой флоры *in vitro*. З. З. Финенко (1977) на многочисленном материале показал, что в определенном диапазоне интенсивности освещения, независимо от длительности фотопериода, к водорослям применим закон постоянства количества энергии: чем слабее освещенность, тем длиннее период накопления фотонов и, наоборот. Из этого следует, что для совершения одного деления клетка должна набрать определенное количество энергии. В выражениях ФАР, количество энергии, необходимой для достижения максимальной скорости фотосинтеза в высоких арктических широтах, равно $0,01\text{—}0,04 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$.

Рассмотрим теперь особенности вегетации в экосистеме льда. Поскольку в толще льда и на его поверхностях действие абиотических факторов различается, имеет смысл обсуждать этот процесс в каждом биотопе в отдельности.

Биотоп верхней поверхности. Хотя фотосинтетическая активная радиация на снежно-ледяной покров начинает поступать с середины марта, первые признаки вегетации в этом биотопе наблюдаются только в последней декаде июня. Основным фактором, лимитирующим начало фотосинтетических процессов в этом биотопе, является температура. Так, по данным наблюдений на СП-22 в 1975 г., среднемесячная температура воздуха была следующей: минус $33,6^\circ\text{C}$ в марте, минус $26,2^\circ\text{C}$ в апреле, минус $12,7^\circ\text{C}$ в мае, минус $3,9^\circ\text{C}$ в июне и лишь в июле она поднялась до плюс $0,5^\circ\text{C}$. Поскольку температура снега и льда следует за изменениями температуры воздуха (Гайцхоки, Спицын, 1970), то, соответственно, буквально до середины июня и лед, и снег находятся в сильно охлажденном состоянии, и вегетация проявляется только тогда, когда появляются первые признаки таяния. Можно уверенно считать, что именно температура, а не свет является основной причиной лимитирования фотосинтеза в этом биотопе.

Развитие флоры начинается под снегом и сначала оно наблюдается на границе раздела лед — снег, а затем охватывает весь снежный покров. Параметры среды, при которых развивается снежная флора

(по данным наблюдений на СП-22 в 1975 г.), следующие: соленость талой снежной воды около 0,1‰, содержание минерального фосфора и кремния соответственно 15 мкг/л ($n=5$, $\sigma=8,1$) и 57 мкг/л ($n=5$, $\sigma=50$). В этот период вегетирует главным образом *Chlamydomonas nivalis*, клетки которого придают снегу красноватый оттенок. Помимо этого вида, в снегу развиваются и другие водоросли, окрашивающие его в розовый (*Cryocystis brevespina* и *Groenlandiella nivalis*) и фиолетовый (*Pleurococcus vulgaris* и *Trochiscia americana*) цвета. Численность доминирующего в это время *Chlamydomonas nivalis* составляет около 400 клеток на 1 л (Мельников, 1980). Температура мокрого снега и талой воды (0—минус 0,5°C) является оптимальной для этого вида водорослей (Huber—Pestalozzi, 1926; цит. по Kol, 1968), так как с ее увеличением клетки *Chlamydomonas nivalis* погибают (Kawecka, Drake, 1978). Таким образом, температурный интервал, в котором вегетируют клетки этого вида, очень узок (не более 1°C).

В середине июля (время активного таяния) на поверхности льда начинают формироваться очаги талой воды — снежницы. Интенсивность их образования зависит от климатических условий сезона. В холодное лето 1975 г. (среднемесячная температура июля составляла 0,5°, а августа — минус 2°C) таяние затянулось. В некоторых местах снег полностью не стаял. Снежницы развивались не интенсивно, и их площадь составляла не более 40% всей площади снежно-ледяного покрова. Летом 1977 г. на СП-23 было, напротив, значительно теплее (среднемесячная температура в июле-августе держалась около 1—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, занимавшие до 60% всей площади верхней поверхности льда.

Максимальная численность клеток *Ancylonema nordenskioeldii* и *Chlamydomonas nivalis* в снежницах на СП-22 достигала 3 тыс. на 1 л при величине первичной продукции 0,2 $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, а на СП-23 соответственно 10 тыс. клеток на 1 л и 2,8 $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ (рис. 27). Максимумы содержания растворенного кислорода и первичной продукции совпадают. Содержание O_2 увеличивается на 1 мл/л в период максимального развития водорослей по сравнению с первоначальным его содержанием. В динамике взвешенного органического углерода ($\text{С}_{\text{взв}}$) отмечена тенденция роста его величин от первоначальных концентраций 20—30 до 90 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$ на СП-22 и 150 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$ на СП-23. Следует заметить, что величины концентрации 20—150 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$ взвешенного органического углерода, образующегося в талой воде снежниц, значительно меньше его среднего содержания в верхнем слое льда — 790 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$. Концентрации различаются приблизительно на порядок, из чего прирост $\text{С}_{\text{взв}}$, синтезируемого на поверхности льда, можно оценить величиной около 10%, что в весовых единицах составляет около 80 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$. Через эту величину можно, в свою очередь, провести косвенную оценку первичной продукции, создаваемой водорослями в талой воде снежниц. Если вегетационный период в этом биотопе длится один месяц, то скорость образования $\text{С}_{\text{взв}}$ составит 80 $\text{мкг С} \cdot \text{л}^{-1} : 30 \text{ сут} = 2,6 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ или 2,6 $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, что близко к максимальному значению — 2,8 $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, полученному по C^{14} во время наблюдений на СП-23 летом 1977 г.

Привлекает внимание изменение концентрации биогенных элементов — кремния и фосфора. В обоих случаях максимальная концентрация минерального Р совпадает с максимумом первичной продукции, что соответствует общим представлениям о динамике этого биогенного элемента при фотосинтезе (Финенко, 1977). Тенденция роста кремния, вероятно, вызвана его поступлением в воду из льда при его таянии.

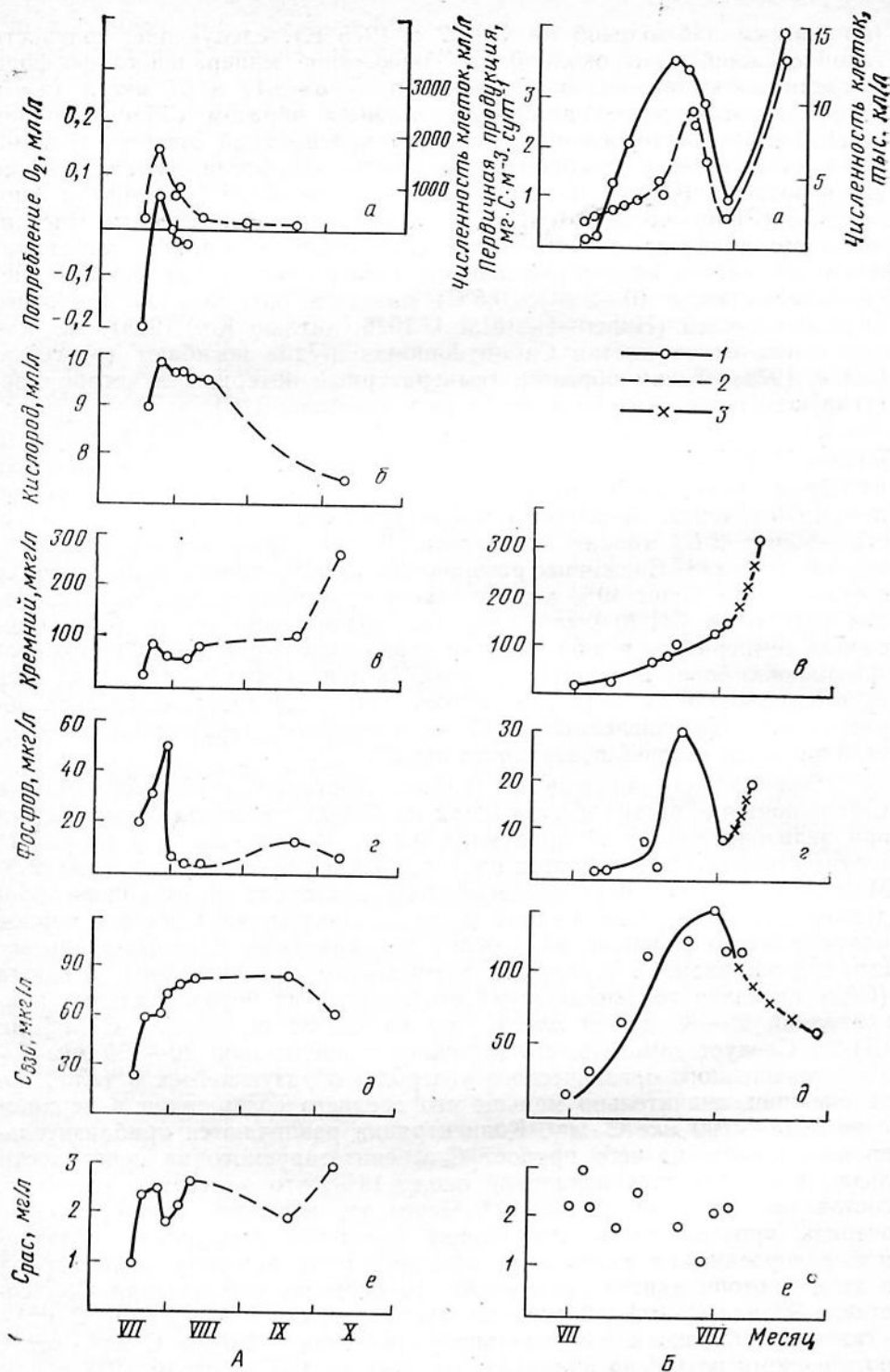


Рис. 27. Динамика процессов в снежнице летом 1975 г. на СП-22 (А) и летом 1977 г. на СП-23 (Б):

1 — процессы в талой воде снежницы, 2 — то же после ее замерзания, 3 — после ее сквозного протаивания (образование майны); а — численность клеток *Chlorophyta*; б — O_2 ; в — $Si-SiO_3$; г — $P-PO_4$; д — Ca^{++} ; е — $C_{рост}$.

Средняя концентрация Si в верхнем слое составляет $65 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ (СП-23, июль 1977), что близко к значениям $30\text{—}100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, которые наблюдались в воде обеих снежниц. Заметного потребления Si здесь не наблюдается и, вероятно, это связано с тем, что в этом биотопе не развиваются диатомовые водоросли — основные потребители кремния.

На заключительном этапе развития снежниц вегетация проходит следующим образом. В холодное лето 1975 г. таяние протекало неактивно и сток талой воды под лед был слабым. Уже в первую декаду августа началось похолодание и снежницы покрылись льдом. С этого момента численность клеток в воде подо льдом (в снежнице) стала резко уменьшаться. Видимо, водоросли образуют ко времени наступления темного периода и низких температур покоящиеся споры, которые опускаются на дно снежниц, а после замерзания последних зимуют во льду под слоем снежного покрова. Хотя снежница в это время покрывается тонким слоем льда и снега, солнечная радиация еще проникает сквозь него: процент прохождения ФАР в это время максимальный, и процессы жизнедеятельности водорослей еще сохраняются некоторое время.

В теплое лето 1977 г., напротив, таяние проходило так интенсивно, что в первую декаду августа снежница, в которой проводили наблюдения, стала проточной, лед под ней протаял, и она стала сообщаться с океаном. На этой фазе развития верхней поверхности во время стока талой воды под лед вместе с талой водой вниз поступают органические вещества, синтезированные наверху, а также клетки, вегетирующие в снежницах. Наблюдениями установлено (Мельников, 1979), что в распресненном слое у льда в этот период встречаются клетки *Ancylonema* sp. и *S. nivalis*. После замерзания пресной воды подо льдом и образования на его нижней поверхности молодого вязкого льда клетки оказываются включенными в его структуру. Этот слой затем частично разрушался, но часть его сохранялась на поверхности старого и при дальнейшем зимнем ледообразовании клетки оказывались в виде тонкой прослойки, включенной в структуру старого льда.

На основании наблюдений за развитием водорослей в снежницах на СП-22 и СП-23 можно оценить продолжительность вегетационного периода в биотопе верхней поверхности льда. Он начинается в конце июня с развития снежной флоры, которая вегетирует, когда температура воздуха еще держится ниже 0°C , а на границе раздела лед — снег создаются условия, благоприятные для развития этой группы водорослей, и заканчивается в начале сентября, когда начинается охлаждение ледовой поверхности, т. е. около 2,5—3,0 мес. Максимум развития флоры наблюдается в период с середины июля до конца августа и совпадает с временем максимального таяния ледовой поверхности. Величины первичной продукции в этом биотопе составляют $0,2\text{—}2,8 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут.}$

Биотоп толщи льда. Действие абиотических факторов в этом биотопе неодинаково (см. табл. 19). Так, по температуре и солености условия в нижнем слое близки к таковым в морской воде и почти не меняются в течение всего сезона, однако оптимальные условия для фотосинтеза (по количеству ФАР, поступающей в этот слой) наступают только в июне. В верхнем слое, напротив, световое насыщение наступает уже в апреле-мае, но по температуре и солености условия для фотосинтеза еще неблагоприятны, и их оптимум достигается также в июне. Таким образом, оптимальные условия для фотосинтеза наступают приблизительно одновременно во всей толще льда.

На рис. 28 приводятся данные, характеризующие динамику концентраций пигментов, органического углерода, аденозинтрифосфата (АТФ) и биогенных элементов в толще многолетнего льда в летний период (данные наблюдений на СП-23 в июне-октябре 1977 г.).

Температура, соленость и ФАР в толще многолетнего льда
(по данным наблюдений на СП-23 в 1977—1978 гг.)

Фактор	Слой льда	Месяц						
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Температура, °C	Верхний	14—17	9—12	4—5	2	1	1—5	2—6
	Нижний	5—7	2—3	2—3	2	1	1	1
Соленость, ‰	Верхний	100	—	8—30	1—20	1—8	—	30—80
	Нижний	30—40	—	30	25—30	25—30	—	30
ФАР	Верхняя поверхность	0,87	1,02	1,13	4,0	6,0	2,5	0,07
	Нижняя поверхность $\cdot 10^{-4}$	4	10	32	108	372	2350	9

Максимальные концентрации хлорофилла «а», взвешенного органического углерода и АТФ наблюдаются с июля по сентябрь, т. е. в период максимального прохождения ФАР сквозь ледовый покров. Рост концентраций отмечен для всей толщи льда в целом, причем максимальные величины для $C_{взв}$ в нижнем (307—843 $мкг\ С \cdot л^{-1}$), среднем (700—722 $мкг\ С \cdot л^{-1}$) и верхнем (483—790 $мкг\ С \cdot л^{-1}$) слоях достигают значений, сравнимых с содержанием взвешенного органического углерода в высокопродуктивных районах апвеллингов (см. рис. 28 а, б).

Рост концентраций АТФ наблюдается с середины июля и достигает максимума в августе в нижнем и среднем слоях (75 и 43 $мкг\ С \cdot л^{-1}$), а в верхнем — в сентябре (70 $мкг\ С \cdot л^{-1}$), после чего отмечено уменьшение концентраций АТФ до значений 12, 25 и 40 $мкг\ С \cdot л^{-1}$ соответственно в верхнем, среднем и нижнем слоях (рис. 28, в).

Сравнение величин концентраций $C_{взв}$ и АТФ, представленных на рис. 28 для каждого слоя в отдельности, указывает на значительное преобладание мертвого органического материала (органического детрита) над живым. Отношение $C_{взв}$ к $C_{жив}$, рассчитанное по АТФ ($C_{жив} = \text{конц. АТФ} \cdot 250$; Holm-Hansen, Booth, 1966), составляет в большинстве случаев более 80 %, и эти величины характерны для всей толщины льда (табл. 20).

Таблица 20

Отношение мертвого и живого органического углерода (%) ($C_{взв} : C_{жив}$)
в толще многолетнего льда, по данным наблюдений на СП-23 летом 1977 г.

Слой льда	Месяц				
	VI	VII	VIII	IX	X
Верхний	82	97	91	86	90
Средний	86	99	91	97	99
Нижний	94	98	76	84	70

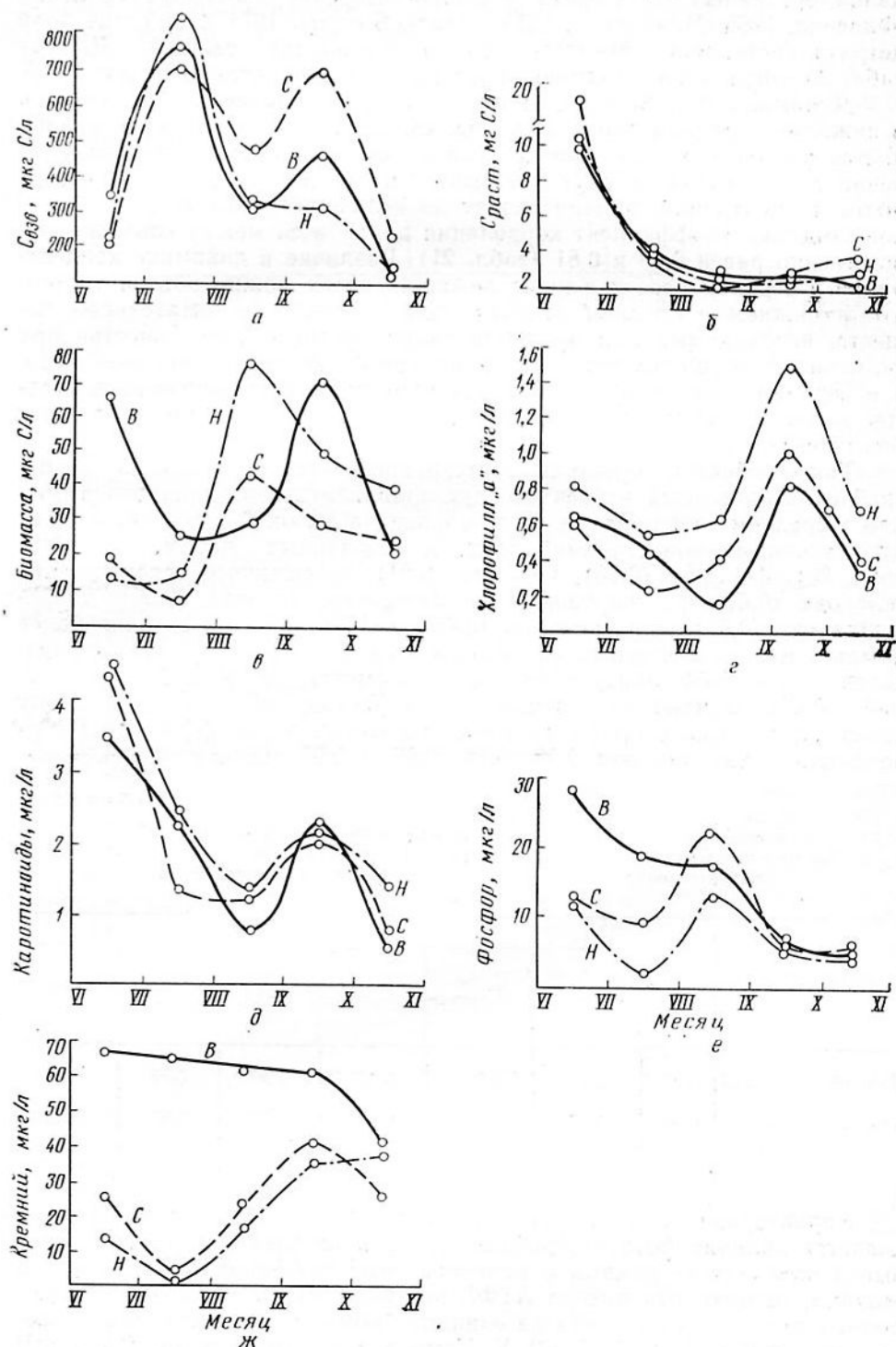


Рис. 28. Динамика взвешенного ($C_{взв}$) (а), растворенного ($C_{раст}$) (б) органического углерода, биомассы по АТФ (в), хлорофилла «а» (г), каротиноидов (д), минеральных форм фосфата (е), кремния (ж) в верхнем (В), среднем (С) и нижнем (Н) слоях многолетнего льда (СП-23 летом 1977 г.).

В настоящее время считается твердо установленным факт преобладания органического детрита в сестоне морских экосистем (Сушня, Финенко, 1966; Мельников, 1975; Beers, Stewart, 1971 и др.), где доля детрита составляет 90—99% общего количества сестона. Данные табл. 20 убедительно подтверждают выявленную закономерность.

Динамика Р и Si в верхнем слое сильно отличается от таковой в нижнем и среднем слоях (см. рис. 28, е, ж). В первом случае наблюдается постепенное уменьшение концентраций обоих компонентов в течение всего сезона, в двух последних, напротив, отмечена тенденция роста концентраций, причем между их величинами наблюдается высокое сходство: коэффициент корреляции для Р и Si между слоями соответственно равен 0,73 и 0,81 (табл. 21). Различие в динамике концентраций в верхнем слое и в ниже лежащих слоях можно объяснить тем, что в нижнем и среднем отделах льда поступление питательных веществ, необходимых для продуцирования органического вещества при фотосинтезе осуществляется по капиллярной системе из морской воды, а в верхнем слое водоросли функционируют за счет внутренних запасов веществ, имеющихся в ячейках, без подпитки свежими порциями биогенов снизу.

Таким образом, процессы синтеза органического вещества и потребления биогенных элементов идут приблизительно одинаково в нижнем и среднем слоях. Этот вывод основан на высокой корреляции между величинами концентраций всех исследованных параметров (см. табл. 20): фосфора (0,73), кремния (0,81), взвешенного органического углерода (0,67), растворенного органического углерода (0,99), хлорофилла «а» (0,96), каротиноидов (0,89) и АТФ (0,97). Различие более заметно между нижним и верхним слоями, и особенно по таким показателям, как АТФ (0,24) и биогенные элементы (фосфор 0,50 и кремний — 0,52). Однако по взвешенному и растворенному органическому углероду, а также хлорофиллу «а» и каротиноидам коэффициенты корреляции также высоки: 0,93; 0,77; 0,87 и 0,97 соответственно.

Таблица 21

Коэффициенты корреляции (r) между величинами концентраций биогенных элементов (Р и Si, органического углерода, пигментов и АТФ), соответственно в нижнем и среднем, нижнем и верхнем слоях многолетнего льда

Слой льда	Параметры						
	Р	Si	C _{взв}	C _{ров}	хлорофилл «а»	каротиноиды	АТФ
Нижний — средний	0,73	0,81	0,67	0,99	0,96	0,89	0,97
Нижний — верхний	0,50	0,52	0,93	0,77	0,87	0,97	0,24

Характерной особенностью процессов, протекающих в экосистеме, является наличие фотоавтотрофных условий по всей толще льда. Этот вывод вытекает из данных о величине гетеротрофно-фотоавтотрофного индекса, равного отношению АТФ/хлорофилл «а» и характеризующего степень продукции пигмента на единицу биомассы при различных условиях среды (Paerl et al., 1976). У. Кэмпбелл с сотрудниками (Campbell et al., 1979) показали, что в экосистеме преобладают фотоавтотрофные условия, если ГФ-индекс не превышает 3, при отношении, равном 4—8, имеют место переходные от авто- к гетеротрофным, а при ГФ-индексе, равном 10 и более, в экосистеме развиваются типично гетеротрофные

условия. Из данных табл. 22 следует, что все значения ГФ-индекса в верхнем, среднем и нижнем слоях значительно ниже 3, что дает основание утверждать о преобладании в летний период фотоавтотрофных условий.

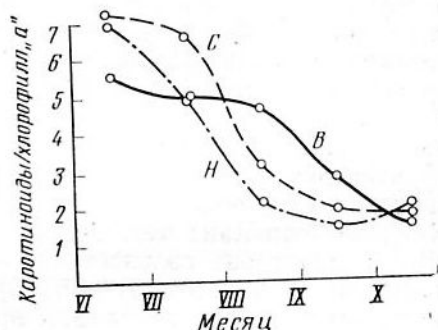
Таблица 22

Отношение концентраций АТФ и хлорофилла «а» в толще многолетнего льда
(данные наблюдений на СП-23 летом 1977 г.)

Слой льда	Месяц			
	VI	VII	VIII	IX
Верхний	0,40	0,22	0,80	0,34
Средний	0,11	0,21	0,43	0,11
Нижний	0,06	0,09	0,48	0,13

При этом в период фотосинтеза в экосистеме изменяется качественное соотношение между хлорофиллом «а» и каротиноидами (см. рис. 28, г, д): от 5,6; 7,2 и 7,0 в июне до 2,8; 1,9 и 1,5 в сентябре соответственно в верхнем, среднем и нижнем слоях. Уменьшение доли каротиноидов и возрастание хлорофилла «а» в экосистеме связано с перестройкой пигментной системы растительных сообществ, фотосинтезирующих в этих слоях в зависимости от изменений абиотических факторов. О. И. Кобленц-Мишке с сотрудниками (1975) показали, что с увеличением облученности идет перестройка пигментной системы у одних и тех же водорослей. При этом в пигментной системе клеток возрастает доля хлорофилла «а» и уменьшается роль каротиноидов, у которых область поглощения сдвинута в зеленую часть спектра. Наблюдаемое изменение индекса каротиноиды/хлорофилл «а» в толще льда, несомненно, имеет аналогичную природу: каротиноиды преобладают в пигментном аппарате водорослей льда в июне, когда количество ФАР, проникающей в толщу льда, еще невелико (0,28%), а в сентябре, когда проникновение ФАР максимальное (9,4%), их доля уменьшается и увеличивается доля хлорофилла «а» (рис. 29). Из общей динамики пигментов каротиноиды/хлорофилл «а» можно видеть, что в развитии растительных сообществ в толще льда различаются две стадии: первая приходится на июнь — июль, а вторая — на август — сентябрь.

Рис. 29. Индекс хлорофилла «а» и каротиноидов в верхнем (в), среднем (с) и нижнем (н) слоях многолетнего льда (СП-23 летом 1977 г.)



Процессы синтеза органического вещества и потребления биогенных элементов в толще льда связаны с жизнедеятельностью в основном морских и в меньшей степени пресноводных и солоноватых диатомовых водорослей.

Массовое развитие образуют морские диатомеи (128 видов или 77% численности всех водорослей), среди которых доминируют: *Amphora lineolata*, *Diploneia litoralis*, *D. litoralis* var. *clathrata*, *Entomoneis gigantea* var. *septentrionalis*, *E. hyperborea*, *E. kjelmannii*, *Fragilaria islandica*, *Gyrosigma arcticum*, *Navicula gelida*, *N. glacialis*, *N. kariana*, *N. kariana* var. *detersa*, *N. valida*, *N. vanhoeffenii*, *Nitzschia grunowii*, *Pinnularia quadratarea*, *P. quadratarea* var. *baltica*.

Перечисленные водоросли ответственны за «цветение» в нижнем слое, поэтому динамика АТФ, пигментов, органического вещества и биогенных элементов определяется именно этой группой доминирующих по численности морских диатомовых.

Встречающиеся во льду пресноводные диатомовые водоросли (13 видов или 8% всей численности диатомовых) *Melosira distans* var. *alpigena*, *Amphora ovalis* var. *glacialis*, *A. ovalis* var. *pediculus*, *Navicula gastrum*, *N. pupula*, *Nitzschia sigma*, *Pinnularia spitzbergensis*, *P. leptosoma* var. *robusta*, *Stauroneis anceps*, *S. phoenicenteron* не образуют массовых скоплений, однако можно предполагать, что выявленное незначительное потребление минерального кремния в верхнем слое — за сезон с 65 до 40 мкг/л (см. рис. 28, е, ж) — связано с развитием именно пресноводных диатомовых водорослей, поскольку развивающаяся здесь пресноводная флора (*Chlorophyta* и *Cyanophyta*) кремний не потребляет.

Во льду отмечены также и солоноватоводные водоросли, среди которых доминируют по численности *Amphora lineolata*, *Entomoneis alata*, *E. paludosa* var. *punctulata*, *E. paludosa* var. *hyperborea*, *Nitzschia longissima*, *N. vitrea*, *Pleurosigma elongatum*. По солености наиболее благоприятные условия для развития этой группы водорослей наблюдаются в среднем слое. Вероятно, динамика ассимиляции органического вещества и потребление биогенных элементов в среднем слое связаны прежде всего с этой флорой.

Помимо типично морских, солоноватоводных и пресноводных форм, в толще льда выявлены также и эвригалинные диатомовые: *Amphora angusta* var. *ventricosa*, *A. exigua*, *A. laevis*, *Bacillaria socialis*, *Navicula crucigena*, *N. punctulata*, *Synedra tabulata* var. *affinis* и др. Эти водоросли встречались по всей толще льда. При этом следует отметить, что в настоящее время отношение водорослей к солености как фактору, лимитирующему их развитие, еще недостаточно изучено. Вполне возможно, что в таком сложном биотопе, как морской многолетний лед, где в пределах 3-метровой толщи наблюдается широкий спектр величин, характерных для морских и пресноводных водоемов, водоросли приспособились к условиям обитания в широком диапазоне значений солености. Вероятно, этим можно объяснить доминирование типично морской формы *Navicula valida*, встречающейся в нижнем, среднем и верхнем слоях (СП-23, лето 1977 г., см. Приложение табл. 2). Толерантность ледовых водорослей к широкому диапазону солености в некоторой степени подтверждается экспериментальными данными по культивированию ледовых диатомей (Grant, Horner, 1976). Было показано, что *Coscinodiscus lacustris*, *Melosira juergensii*, *Porosira glacialis*, *Navicula transitans* var. *derasa*, изолированные из льда, растут *in vitro* в диапазоне солености 10—50‰. Максимальные скорости роста наблюдались при 10 (20)—35 (50)‰. Выше и ниже этих значений солености водоросли росли слабее: при солености 5 и 60‰ смертность клеток в культурах резко возрастала. Выявленный диапазон, в котором развивались водоросли, близок к изменениям солености, из чего можно допустить, что в зависимости от того, какая соленость в тот или иной момент возникает в нижнем, среднем или верхнем слоях, каждый обитающий здесь вид водорослей «ждет» условий, максимально благоприятных для своего развития.

В связи с тем, что прямое измерение величин первичной продукции ледовой флоры (например, по потреблению ^{14}C) без нарушения физико-химических условий ледового субстрата пока выполнить невозможно, оценку продукции пришлось провести косвенным путем — по приращению взвешенного органического углерода в период максимального роста водорослей в июне — июле. В табл. 23 дается порядок этого расчета. Первичная продукция составила 11,9; 16,5 и 20,6 мг С·м⁻³·сут⁻¹ соответственно в верхнем, среднем и нижнем слоях многолетнего льда.

Таблица 23

Первичная продукция в толще многолетнего льда (толщина 295 см)
в период максимального роста водорослей (июнь — июль).
Данные наблюдений на СП-23 летом 1977 г.

Параметры	Слой льда		
	верхний (0—100 см)	средний (100—200 см)	нижний (200—295 см)
Начальная концентрация	350	210	230
С _{взв.} (мкг С·л ⁻¹) в июне			
Концентрация С _{взв.} (мкг С·л ⁻¹) в июле	780	720	870
	370	510	640
Приращение за 31 день			
Первичная продукция, мг С·м ⁻³ ·сут ⁻¹	11,9	16,5	20,6

Естественно, такой расчет первичной продукции криоинтерстициальной флоры льда далек от совершенства. Предстоит большая работа по созданию методики измерения первичной продукции ледовых водорослей *in situ* и внедрение ее в криобиологическую практику. Представленные в табл. 23 данные — это, по сути дела, первая попытка дать порядок величин продукции флоры, обитающей в толще многолетних арктических морских льдов.

Биотоп морской поверхности льда. Развитие сообществ, обитающих на нижней поверхности льда, непосредственно связано с поверхностной арктической водной массой. Средние значения некоторых ее характеристик (по данным многолетних наблюдений) таковы: $S=30,6-30,9\text{‰}$; $T=-1,7^\circ\text{C}$; $Si=290-340\text{ мкг/л}$; $P=26-33\text{ мкг/л}$; $O_2=0,82-0,79\text{ мкг-ат/л}$ (Русанов, 1980). Эти значения сохраняются почти без изменений круглый год в пределах 0—50 (75) м вследствие интенсивного вертикального перемешивания. Вместе с тем, гидрохимические характеристики верхнего подстилающего лед слоя подвержены значительной сезонной изменчивости. В табл. 1 были приведены результаты наблюдений за изменениями S , Si и P в контактом слое вода — лед (0—20 см), которые были получены на СП-23 летом 1977 г. Флуктуации характеристик особенно заметны в период ледотаяния (июль — август), когда талые воды дренируют под лед. Их распространение и смешение с поверхностными арктическими водами продолжается все лето и определяется главным образом формой ледовой поверхности: они скапливаются там, где лед более тонкий, а рельеф более ровный.

Диапазон солености у поверхности льда очень широк (15,44—30,73‰), поэтому, видимо, большинство обитающих здесь организмов должны быть эвригалинными. Наблюдения за криофауной подтверждают это. Так, например, 26 июля у льда соленость составляла 15,44‰.

В пробе криопелагической фауны, собранной в этот день, были обнаружены копеподы *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* sp. и амфипода *Arhegusa glacialis*. Спустя сутки, 27 июля, после начала сильного дрейфа, когда произошла резкая смена гидрологической обстановки (соленость 29,23‰), все выявленные ранее рачки были вновь встречены у льда. Особенно показательны наблюдения за автохтонной фауной, среди которой доминанты *Gammarus wilkitzkii* и *Mysis polaris* постоянно встречались на морской поверхности льда во всем диапазоне солености, наблюдавшейся в летний период. Это касается и рыб. Во время погружений неоднократно удавалось наблюдать полярную тресочку *Vageogadus saida* в распресненном слое и переходы этой рыбы из пресных в более соленые слои.

В равной мере это относится и к водорослям, вегетирующим в данном биотопе и, в первую очередь, к диатомовым, образующим массовые скопления (см. 4.1.2). Во-первых это *Melosira arctica*, образующая плотные колонии вдоль кромок трещин, и *Fragilaria striatula*, *Nitzschia sigma*, *Gomphonema kamtschaticum* *Navicula vanhoeffenii*, развивающиеся в агрегатах. Распреснение вод, омывающих эти водоросли, не сказывалось на их развитии, поскольку вегетация продолжалась и после стока пресных вод под лед.

Очевидно, эвригалинность — одно из характерных свойств организмов, обитающих на морской поверхности льда. Вторым таким свойством является stenothermность. Сезонный температурный градиент, отмеченный летом 1975 г. на СП-22, составлял всего 0,2°C (Мельников, 1976а). В другие годы его величина также не превышала 1°C (Гусанов, 1980). Отсюда следует, что все организмы этого биотопа существуют круглый год в условиях мало изменяющейся температуры.

Концентрация биогенных элементов остается все время высокой (см. табл. 1). Подток питательных веществ происходит из нижележащих тихоокеанских промежуточных вод, богатых фосфором и кремнием. Наблюдения, проводившиеся на СП-22 в 1975 г., показали, что в июне — августе происходит активное перераспределение биогенов между поверхностными и подповерхностными арктическими водами (Мельников, Павлов, 1978).

Таким образом, можно заключить, что наблюдаемые изменения солености, температуры, а также величин концентрации биогенных элементов в пределах нижней поверхности льда, вероятно, не лимитируют развитие криопелагических организмов. Основным лимитирующим фактором в этом биотопе, по-видимому, является свет.

Проникновение солнечной радиации через снежно-ледяной покров обсуждалось ранее. В данном разделе важно обратить внимание на низкий уровень освещенности подо льдом — 4—160 лк в период максимального прохождения ФАР в августе — сентябре (Мельников, 1980). Однако, как известно, для фотосинтеза важна не интенсивность падающей радиации, а количество света. З. З. Финенко (1977) показал, что для диатомового планктона существует закономерное постоянство количества энергии, требующегося для фотосинтеза независимо от продолжительности фотопериода, равное 30—50 кал·см⁻²·с⁻¹. По его данным, начало светового насыщения у одноклеточных водорослей в высоких широтах достигается в среднем при 5·10⁻⁴ кал·см⁻²·с⁻¹. Исходя из данных о суммарной падающей радиации на поверхность снежно-ледяного покрова, а также о степени ее проникновения сквозь многолетний лед в течение полярного дня, можно подсчитать количество ФАР, проходящей под лед на единицу поверхности и времени в АБ. Расчет проведен на основании результатов, полученных на СП-22 в 1975 г. и на СП-23 в 1977 г., которые приведены в табл. 24.

Количество ФАР (в кал·см⁻²·с⁻¹), поступающей на нижнюю поверхность многолетнего льда. Данные наблюдений на СП-22 в 1975 г. и на СП-23 в 1977 г.

ФАР	Месяц							
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Падающая радиация	0,59	0,87	1,12	1,13	4,0	6,0	2,5	0,7
Прохождение под лед, %	0,01	0,05	0,1	0,28	0,27	0,62	9,4	0,13
Проникающая под лед радиация	0,6	4,3	12	30	108	372	2350	9,4

Видно, что фотонасыщение достигается в июне и сохраняется до октября, т. е. условия для фотосинтеза в этом биотопе сохраняются в течение 3—4 мес. Максимум ФАР приходится на июль—сентябрь. Интересно отметить, что максимум проходящей под лед солнечной радиации не соответствует максимальному положению солнца над горизонтом, а приходится на более позднее время, т. е. сентябрь. Это — один из характерных примеров регуляции экосистемы льда по отношению к действию факторов окружающей среды: с уменьшением высоты солнца количество ФАР, проходящей под лед, возрастает сначала за счет исчезновения снежного покрова, а затем — вследствие уменьшения толщины льда. Другими словами, уменьшение общей облученности верхней поверхности при уменьшении высоты солнца компенсируется возрастанием оптической прозрачности льда, а следовательно, возрастанием проходящей под лед ФАР.

Выше говорилось, что на нижней поверхности льда диатомовые водоросли образуют скопления бентического и планкто-бентического типов. Обе жизненные формы развиваются на площади, не превышающей 4% всей площади ледового покрова АБ. На остальной площади водоросли вегетируют среди кристаллов на границе раздела вода — лед. Это главным образом представители диатомовой пennisной флоры, среди которой массовыми видами являются *Fragilaria striatula*, *Gomphonema exiguum*, *Navicula directa*, *N. spicula*, *N. vanhoeffenii*, *Nitzschia* sp. Об интенсивности их вегетации мы будем судить по изменению концентраций биогенных элементов, органического углерода, пигментов, АТФ и первичной продукции в слое 0—20 см.

Из представленных на рис. 30 данных следует, что рост концентрации взвешенного органического углерода, хлорофилла «а» и каротиноидов происходит на фоне соответствующего уменьшения содержания биогенных элементов, причем тенденция изменения концентраций у пар «P—Si» и C_{взв} — хлорофилл «а» хорошо совпадает: коэффициенты корреляции между ними равны 0,91 и 0,87 соответственно. Заметный рост величин C_{взв} и хлорофилла «а» наблюдается в июле и достигает максимума в августе. За это время концентрации возрастают в 5—10 раз по сравнению с первоначальным содержанием. Отмечено также двукратное увеличение содержания растворенного органического углерода.

Привлекает внимание несовпадение максимумов концентраций хлорофилла «а» и каротиноидов, приходящихся соответственно на август и сентябрь. Вполне возможно, что с изменением качественного и количественного состава света, проходящего сквозь лед (см. рис. 11, 12, табл. 24), у водорослей, вегетирующих в этом биотопе, также про-

исходит перестройка пигментного аппарата, вследствие чего количество хлорофилла «а» уменьшается, а доля каротиноидов увеличивается. Такое перестроение, по-видимому, необходимо растительному сообществу для более полного усвоения ФАР. Нельзя не учитывать также и изменения видового состава водорослей, вегетирующих в этот период. Хотя автор не располагает соответствующими данными по сукцессии водорослей в этом биотопе, косвенные свидетельства о смене доминирования видов в составе фитопланктона в районе дрейфа СП-22 в 1975 г. в некоторой степени подтверждают это предположение: преобладание центрических форм диатомовых водорослей в августе сменилось доминированием пениат в сентябре (Беляева, 1980).

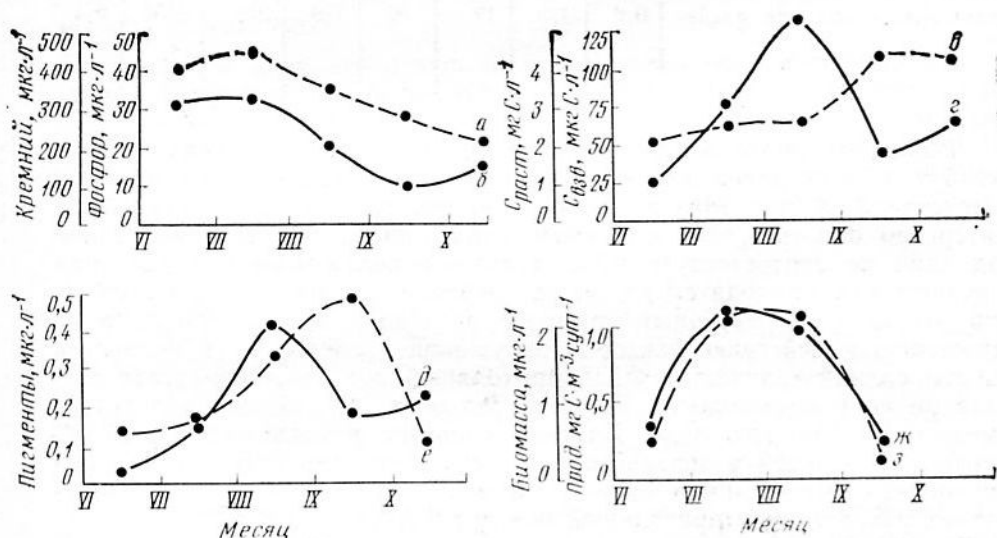


Рис. 30. Динамика концентраций биогенных элементов, органического вещества, пигментов, биомассы криопелагических водорослей (по АТФ) и величин первичной продукции в биотопе нижней поверхности льда (СП-23, летом 1977 г.): а — Si; б — P; в — С_{раст}; г — С_{связ}; д — хлорофилл «а»; е — каротиноиды; ж — продукция; з — биомасса (по АТФ).

Между величинами биомассы водорослей (в пересчете на АТФ) и их продукцией (по ^{14}C) наблюдается высокая корреляция: $r=0,92$. Максимум значений приходится на июль — август. Как и для толщи льда, ГФ-индекс также значительно ниже 1 (АТФ : хлорофилл «а» равно 0,01—0,06), что говорит о преобладании типично фотоавтотрофных условий в биотопе в этот период.

Помимо перечисленных водорослей, здесь, как говорилось выше, развиваются диатомовые, образующие массовые скопления бентического и планкто-бентического типа. Распределение водорослей этих жизненных форм имеет локальный характер и определяется неравномерностью подледной освещенности. Так, развитие *Melosira arctica* приурочено в основном к трещинам и разводьям, т. е. наиболее освещенным местам, где свет поступает непосредственно в воду, минуя лед. Известно, что у кромок льда образуются зоны подъема вод, возникающие в результате флуктуаций течений (Clark, 1978). Вполне возможно, что именно высокая освещенность и активное поступление питательных веществ у края льда обуславливают образование таких мощных колоний (Мельников, 1984).

Экология агрегатов несколько сложнее. Первые небольшие по размерам комочки диатомовых водорослей (зародыши будущих агрегатов) были обнаружены в конце марта (СП-22, 1980 г.), причем они

располагались, как правило, на светлых участках поверхности льда. Было замечено, что во время сильного дрейфа подледное течение отрывает агрегаты и переносит с водной массой к другим местам обитания. Вероятно, когда они оказываются на темных участках, света для развития клеток в агрегатах не хватает, поэтому должен наступить момент, когда они вновь окажутся в условиях, благоприятных для фотосинтеза, т. е. развитие водорослей этой жизненной формы зависит от вероятности попадания агрегатов только на светлые участки ледовой поверхности. Такое «поведение» агрегатов характерно для начальных этапов развития ледовой поверхности. В дальнейшем, по мере сгущения снежного покрова и уменьшения толщины льда, количество проникающей под лед солнечной радиации увеличивается: площадь светлых участков возрастает, пятна перекрываются, образуя одно сплошное светлое поле. С этого момента количество агрегатов возрастает, достигая максимума в июле — сентябре.

Поскольку ни температура воды, ни содержание питательных веществ не лимитируют развитие водорослей в этом биотопе, следует ожидать, что образование колониальных скоплений диатомовых будет проходить в течение всего времени проникновения ФАР под лед. Наблюдения на СП-23 в 1977—1978 гг. и на СП-22 в 1980—1981 гг. показали, что скопления встречаются подо льдом с марта — апреля по октябрь, т. е. их развитие продолжается в течение всего полярного дня.

Попытаемся количественно оценить биомассу водорослей этих двух жизненных форм. О величинах биомассы мы будем судить по данным наблюдений за распределением агрегатов и скоплений на СП-23 летом 1977 г. Биомасса дается в выражении концентрации хлорофилла «а» и каротиноидов под 1 м^2 ледовой поверхности. Начнем с агрегатов.

Их количество под 1 м^2 составляет в среднем 0,54 агр. Средний размер в сечении — 15—20 см. Если принять диаметр 15 см, то его объем сырой массы будет равен 1,7 л, а под 1 м^2 — 0,9 л. При найденной концентрации хлорофилла «а» и каротиноидов в 1 мл сырой массы соответственно 24 и 31 мкг содержание этих пигментов под 1 м^2 ледовой поверхности будет равно 22 и 28 мг.

Расчет биомассы скоплений *M. arctica* под 1 м^2 ледовой поверхности строится из оценки занимаемой ими площади, составляющей около 2%, т. е. на площади 1 м^2 эти скопления занимают 1/50 часть, или 0,02 м^2 . При средней длине шлейфа около 1 м сырая масса водорослей под 1 м^2 ледовой поверхности будет составлять 0,02 м^3 , или 20 л. Концентрация хлорофилла «а» и каротиноидов в 1 мл сырой массы составляет 213 и 13 мкг/мл соответственно. Отсюда следует, что содержание пигментов под 1 м^2 составляет 4,26 и 0,26 г.

Необходимо отметить, что выполненные расчеты являются первой попыткой количественно оценить биомассу водорослей этих жизненных форм. И хотя наблюдения были сделаны на небольшой по размерам площади и охватывали только один сезон (СП-23, лето 1977 гг.), вместе с тем, несомненно, что даже такая предварительная оценка дает основание предполагать о существенной роли этих водорослей в балансе веществ в биотопе нижней поверхности льда.

Первичная продукция (по ^{14}C) в этом биотопе в период максимального прохождения ФАР под лед (июль — сентябрь) составляет около $1 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ (см. рис. 30), что сопоставимо с величинами первичной продукции, наблюдаемой в слое 0—50 м в этот период (рис. 31).

Итак, важной особенностью функционирования экосистемы на летней стадии ее развития является наличие фотоавтотрофных условий как в толще льда, так и на его поверхностях. Продолжительность фотопериода во всех трех биотопах различается: на верхней поверхности

1,5—2,0 мес, в толще льда 2—3, на нижней поверхности 3—4 мес. Основными лимитирующими факторами в экосистеме в этот период являются температура и свет. Наибольшие величины первичной продукции в период максимального прохождения ФАР сквозь ледовый покров наблюдаются в биотопе толщи льда: средняя величина для всех трех слоев составляет $16,3 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Сравнение величин первичной продукции, органического углерода и пигментов, наблюдаемых во льду и

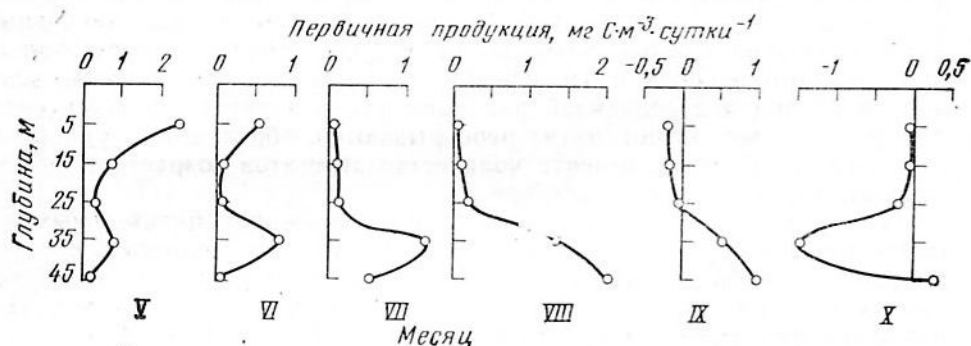


Рис. 31. Первичная продукция (по C^{14}) в поверхностных арктических водах (СП-23 в мае—октябре 1977 г.).

в контактирующих с ним водах, показывает, что во льду их величины значительно выше, чем в воде, что дает основание рассматривать морской арктический лед как мощный накопитель органики в летний период в пелагиали СЛО.

5.3.2. Зимняя стадия

За окончание фотоавтотрофного периода в функционировании экосистемы, вероятно, можно принять время появления устойчивого снежного покрова на льду, поскольку уже 5 см снега задерживают ФАР более чем на порядок (Калитин, 1938). Обычно оно совпадает с наступлением похолодания, которое начинается в конце сентября—начале октября, и, хотя солнечная радиация еще некоторое время падает на верхнюю поверхность, охлаждение льда и резкое уменьшение проникающей сквозь снежно-ледяной покров ФАР приводит к прекращению фотосинтеза. На рис. 28 было показано, что в октябре величины всех показателей (АТФ, хлорофилла «а», каротиноидов, $\text{С}_{\text{взв}}$ и $\text{С}_{\text{раст}}$) резко уменьшаются в сравнении с их максимальными значениями в летний период. С этого момента в течение полугода все население экосистемы льда функционирует в условиях полной темноты и низкой температуры.

Если на зимней стадии свет отсутствует во всех биотопах, то по отношению к температуре ледовые организмы находятся в различных условиях: население, обитающее в верхнем слое, подвержено воздействию самой низкой температуры, действующей в экосистеме льда, а обитающее в нижнем слое и на нижней поверхности—более высокой. Отсюда следует, что и по продолжительности и по степени воздействия холода верхнее сообщество находится в более жестких температурных условиях, чем нижнее, поэтому по отношению к температурному фактору клетки первого должны быть более резистентными, чем клетки второго. Под резистентностью здесь понимается способность сопротивления живой системы действию повреждающих или неблагоприятных агентов внешней и внутренней среды организма. Она опре-

деляется устойчивостью белков и других веществ, входящих в состав протоплазмы, и способностью живых систем изменяться под влиянием среды (Лозина-Лозинский, 1972).

В настоящее время нет — и это важно подчеркнуть — универсального механизма, регулирующего выживаемость организмов в условиях длительного отсутствия света и низкой температуры. Формы адаптации различны. Общим для всех организмов (независимо от их организации), не обладающих совершенной терморегуляцией, является способность адаптироваться к неблагоприятным условиям среды путем понижения своего обмена, а иногда почти полного прекращения в клетках биохимических процессов (приближение к анабиозу при высыхании или вымораживании). Прекращение биохимических процессов, естественно, подразумевает и сокращение биосинтеза АТФ в клетках.

Самой важной и характерной особенностью функционирования экосистемы на зимней стадии развития является значительное сокращение жизнедеятельности ледовых организмов, о чем можно судить по уменьшению концентрации АТФ во всей толще льда (табл. 25). Как известно, аденозинтрифосфат играет важную роль в процессах обмена и энергии в клетках и он характерен только для прижизненного состояния организма: при летальном исходе АТФ необратимо дефосфорилируется. На этой закономерности основана методика измерения биомассы микроорганизмов (Holm-Hansen, Booth, 1966), и по количеству АТФ можно судить об обилии живого в той или иной экологической системе.

Таблица 25

Содержание биогенных и органических компонентов в многолетнем льду в зимний период (СП-23, октябрь 1977 г., апрель 1978 г.)

Проба льда	P, мкг · л ⁻¹	Si, мкг · л ⁻¹	C _{взв.} , мкг · л ⁻¹	C _{раст.} , мг · л ⁻¹	Хлорофилл «а», мкг · л ⁻¹	АТФ, ммкг · л ⁻¹
13.10.77 h = 206, см						
слой верхний	150	400	272	2,4	3,4	50
средний	150	250	472	4,3	4,1	100
нижний	18	111	268	2,6	4,2	160
13.04.78 h = 279, см						
слой верхний	150	240	200	1,9	0,9	1
средний	100	60	302	2,0	0,1	1
нижний	21	18	205	1,2	0,1	1

Из данных табл. 25 следует, что за зиму концентрация АТФ резко уменьшилась во всех слоях более чем на два порядка! Такое уменьшение можно объяснить, с одной стороны, тем, что ледовые микроорганизмы вместе с другими органическими компонентами (например, частицами детрита, растворенной органикой) мигрируют в рассоловых ячейках по капиллярной системе вниз и выходят из льда в воду, т. е. идет механическая потеря АТФ из экосистемы льда, и с другой — переходом клеток в малоактивное состояние. Естественно предположить, что механический вынос и клеток и детрита протекает одинаково, поскольку перемещение и живого и мертвого материала происходит в од-

них и тех же рассоловых ячейках, где они находятся. Если это так, то доля АТФ, например, во взвешенном органическом веществе должна сохраняться в течение зимы. Как показывают расчеты, соотношение $C_{взв} : \text{АТФ}$ нарушается: доля мертвого материала во взвешенном органическом веществе в октябре составляла в среднем 86% для всей толщи льда, а в апреле возрастала вплоть до 100%. Хотя механическая потеря органики, а вместе с ней и ледовых организмов в воду, несомненно, существует, поскольку концентрация $C_{взв}$ и $C_{раст}$ уменьшается за зиму соответственно на 20 и 55%, такое резкое уменьшение АТФ нельзя объяснить только механическим выносом. Основная причина, по-видимому, состоит в том, что клетки переходят от активного физиологического состояния к пассивному (депрессивному) состоянию, или анабиозу, при котором обмен веществ резко уменьшается и, соответственно, уменьшается количество АТФ в клетках.

К сожалению, чувствительность препарата люциферин-люциферазы «Calbiochem», применявшегося на СП-23 в 1977—1978 гг. для определения концентрации АТФ в пробах многолетнего льда, оказалась недостаточно высокой, чтобы измерять величины концентрации АТФ менее $1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. Это не дало возможность более тонко выявить различия в жизнеспособности клеток верхнего и нижнего сообществ. Поскольку температурные условия наверху менее благоприятны, чем внизу, то априори следовало ожидать большие концентрации АТФ в нижнем слое, в сравнении с таковыми в верхнем. Некоторым подтверждением этому могут служить результаты контрольного микрофотографирования «живых» проб: активно двигающиеся нематоды и турбеллярии были выявлены именно в тех пробах, которые были взяты в нижних горизонтах многолетнего льда; в пробах из верхнего слоя подвижные организмы не были обнаружены. Учитывая то обстоятельство, что численность нематод и турбеллярий под 1 м^2 в нижнем слое льда достигает высоких значений, а в верхнем они полностью отсутствуют, можно предполагать большое обилие АТФ именно в нижнем слое, в сравнении с верхним.

Рассмотрим проблему выживания и формы адаптации ледовых организмов в экстремальных условиях среды.

Л. К. Лозина-Лозинский (1972), обсуждая эту проблему, к экстремальным воздействиям или условиям относит такие, к которым клетки, организмы, виды не могут быть приспособленными и не приспособились в течение предшествующих поколений. При этом он подчеркивает, что необходимо различать экстремальные воздействия для конкретной биологической системы и для жизни вообще. В высокогорье, пещерах, глубинах океанов, полярных областях — местах, где жизнь сравнительно бедна, имеются все необходимые для жизнедеятельности условия. Тем не менее в этих биотопах условия для развития организмов могут быть благоприятными или менее благоприятными. С его точки зрения, экстремальные условия нельзя охарактеризовать как полезные или вредные. Все зависит от дозы воздействия.

Спорообразование. Хорошо известен факт образования покоящихся спор у одноклеточных морских и пресноводных водорослей. Как правило, спорообразование наступает при изменении внешних условий: вегетирующие клетки покрываются толстыми оболочками, а в их протоплазме возрастает количество запасных веществ. При этом изменяется биохимический состав и уменьшается скорость метаболических процессов (Doucette, Fryxell, 1983). Так, О. Андерсон установил, что у образующихся покоящихся спор *Amphora coffaeiformis* (Basidiomycota) внутриклеточная активность уменьшается более чем в 5 раз

(Anderson, 1976). Такая форма адаптации позволяет водорослям переживать неблагоприятное для роста клеток время и сохранять, по выражению Н. Ф. Михайловой (1960), свой «посевной материал».

Об образовании покоящихся спор у ледовых диатомовых известно с первых работ по арктической ледовой флоре (Палибин, 1903; Gran, 1904). В своих многочисленных ледовых пробах, собранных во время работ на л/п «Садко» в 1937 г. в море Лаптевых, П. И. Усачев (1946) неоднократно отмечал присутствие покоящихся спор у массовых видов *Chaetoceros subsecundus* и *Ch. furcellatus*. В сборах зимой 1980 г. на СП-22 у видов рода *Chaetoceros* среди многочисленных клеток с хорошо сохранившимися хроматофорами были также обнаружены споры. Вероятно, спорообразование у ледовых диатомей — такое же широко распространенное явление, как и у планктонных и бентосных водорослей.

Проблеме выживания спор в длительных условиях темноты также уделялось большое внимание. В настоящее время выполнены многочисленные экспериментальные наблюдения, посвященные разработке этой темы (Rodhe, 1955; Bunt, Wood, 1963; Wilce, 1967; Antia, Cheng, 1970 и др.). А. Антия (Antia, 1976) на примере 36 видов морских планктонных водорослей 10 различных таксономических групп показал, что при 2°C около 30% всех исследованных видов сохраняют жизнеспособность после экспонирования в темноте в течение 5—6 мес, а остальные — 2—3 мес. При большей температуре выживаемость уменьшается. А. Дурбин, работая с двумя видами диатомей *Thalassiosira nordenskiöldii* и *Detonula confervacea*, установил, что образование покоящихся спор у этих видов обратно пропорционально температуре: 68—96% общего числа клеток в культурах образуют споры при 0—5°C, а при 15°C споры не образуются вообще (Durbin, 1978). При экспонировании при 0°C споры сохраняли жизнеспособность в течение 576 дней, а при экспонировании при 20°C клетки не выживали даже после 7 дней. Общий вывод, который следует из работ цитированных авторов, — толерантность флоры к темноте возрастает с понижением температуры экспозиции.

Гетеротрофное питание. Хорошо известно об использовании растворенных органических веществ (РОВ) одноклеточными морскими водорослями (Петрова, 1973; Хайлов и др., 1973; Anderson, Zeitschel, 1970; Thomas, 1971; Williams, Gray, 1970; Antia et al., 1976 и др.). Показано, что и центрические и пениатные диатомовые способны использовать гетеротрофный тип питания, потребляя РОВ (Lewin, Hellebust, 1970; White, 1974), и могут конкурировать за него с бактериями (Allen, 1973).

О гетеротрофии у ледовых водорослей в настоящее время известно очень мало. Обсуждая вопрос об особенностях роста ледовых диатомей, Х. Мегуро с соавторами (Meguro et al., 1966) высказали предположение о переходе клеток на гетеротрофное питание по окончании фотоавтотрофного периода. Хотя Р. Хорнер и В. Александер (Hogner, Alexander, 1972) экспериментально показали, что гетеротрофия у ледовых диатомей не играет существенной роли, этот вывод кажется неубедительным, поскольку их эксперимент проведен недостаточно корректно. Дело в том, что при растапливании льда с находящимися в нем водорослями изменяются физико-химические условия среды. Общая соленость льда и соленость его жидкой фазы, заполняющей межкристаллические пространства, сильно различаются. При растапливании льда водоросли оказывались не в концентрированной, а в слабосоленой воде, и именно в такой среде далее проводился эксперимент с добавкой лабильной органики, меченной по ^{14}C .

Ганеэ отмечалось, что зимой соотношение объемов между жидкой и твердой фазами в верхнем и среднем слоях составляет 1:10, и лед здесь охлажден до температуры минус 10 — минус 30°C. В нижнем слое соотношение меньше (составляет 1:3) и температура держится около минус 2 — минус 4°C. Зная эти соотношения, можно рассчитать истинные концентрации веществ, при которых обитают водоросли в толще льда зимой, т. е. иметь реальное представление о среде обитания организмов. Понятно, что величины истинной концентрации веществ в жидкой фазе нижнего слоя будут в 3, а в среднем и верхнем слоях — в 10 раз выше, чем величины, определенные для всей пробы льда, т. е. для 1 л талой воды, полученной из 1 кг льда. В основу расчетов положены данные табл. 6. Тогда для всей толщи многолетнего льда средняя концентрация $C_{\text{расч}}$ составит 14—25 мг С·л⁻¹, а $C_{\text{взв}}$ — 1,8—2,7 мг С·л⁻¹ (!). Поскольку это огромное количество органики находится в жидкой фазе, и в данном случае — в концентрированном рассоле, соленость которого превышает зимой 100‰, напрашивается сравнение о функциональном сходстве такой концентрированной системы с физиологическим раствором. Вполне возможно, что именно особые свойства жидкой фазы, содержащей высокие концентрации солей, биогенов и органики, способствуют поддержанию осмотического давления в клетках, когда они охлаждаются и создаются условия для внутриклеточной кристаллизации.

О переходе ледовых организмов на гетеротрофное питание в зимнее время можно косвенно судить по данным наблюдений за изменением РОВ в экосистеме льда (см. табл. 25). Концентрация растворенного органического углерода уменьшалась в верхнем слое с 2,39 до 1,9 мг С·л⁻¹, в среднем — с 4,3 до 2,0, а в нижнем — с 2,57 до 1,2 мг С·л⁻¹. Из приведенных данных следует, что изменение концентраций РОВ в толще льда неравномерно. Если в среднем и нижнем слоях ее величины уменьшились практически одинаково (в 2,15 и 2,14 раза), то в верхнем слое изменения произошли незначительные (всего в 1,25 раза). Поскольку наблюдения выполнялись на одном и том же ледовом поле, полученные результаты конкретно отражают динамику этого параметра в толще многолетнего льда за данный период (октябрь 1977 г. — апрель 1978 г.). Полученные данные позволяют сделать следующий вывод: гетеротрофия у зимующих организмов в верхних отделах льда, где обитают главным образом одноклеточные из группы Chlorophyta, выражена незначительно (потребление РОВ за полгода не более 20% первоначального значения в октябре), а у зимующих в среднем и нижнем слоях, где доминируют в основном диатомовые водоросли, гетеротрофия проявляется более заметно (потребление РОВ за зиму превышает двукратное). Незначительное потребление РОВ в верхнем слое, вероятно, можно объяснить тем, что обитающие здесь зеленые и синезеленые водоросли находятся в анабиотическом состоянии, поскольку температура здесь близка к минус 20 — минус 30°C, в то время как диатомовые водоросли, зимующие при более высокой температуре, не впадают в анабиоз, а переходят на гетеротрофное питание и остаются функционально активными. Последнее подтверждалось контрольным микроскопированием «живых» проб: в пробах, взятых из многолетнего льда зимой 1980 г. на СП-22, среди криоинтерстициальных диатомей было обнаружено множество клеток с хорошо сохранившимися хлоропластами, а также множество подвижных диатомей.

На основании рассмотренных в данном разделе материалов можно заключить следующее. Самой характерной особенностью в развитии экосистемы на зимней стадии является значительное уменьшение концентрации ее «живой» компоненты (АТФ), что связано с переходом ле-

довых организмов от активного к депрессивному (анабиотическому) состоянию. Формы адаптации к изменяющимся условиям среды — самые разнообразные и проявляются в экосистеме не везде одинаково. В верхнем слое, где температурные условия наиболее жесткие, образование спор и переход к анабиозу наиболее вероятны. В нижнем слое, где условия обитания зимой более мягкие, чем наверху, часть организмов сохраняются физиологически активными за счет перехода на гетеротрофное питание. Выявленный в зимний период расход органического материала, синтезированного и накопленного во льду на летней стадии развития экосистемы, можно рассматривать как одну из важнейших биогеохимических функций (в понимании В. И. Вернадского, 1965) арктического морского льда по обеспечению пищей организмов, функционирующих в полярную ночь, когда фотосинтез отсутствует.

5.4. Поток веществ и трофические связи в экосистеме

Как было показано ранее, движение жидкой фазы в толще льда осуществляется: 1) под действием гравитационного стока; 2) движением солей, вызываемым наличием вертикального температурного градиента, 3) вследствие наличия механизма двусторонней осцилляции в каналах стока. Особое значение в миграции жидкой фазы имеет третий способ, поскольку процесс двустороннего разнонаправленного движения рассола охватывает практически всю кристаллическую структуру нижнего слоя с сильно развитой системой каналов стока. Зимой соотношение времени входа и выхода потоков жидкой фазы составляет 1 : 4, летом оно меняется на противоположное. Наличие такого двустороннего движения жидкой фазы дает основание различать два основных потока веществ в экосистеме льда: подвод биогенных элементов из воды в толщу льда, где идет их усвоение микрофлорой при фотосинтезе (летняя стадия развития) и обратное — из льда в воду — движение синтезированного и накопленного за лето органического вещества (зимняя стадия развития).

Поток веществ из воды в лед. В толще многолетних льдов наблюдаются высокие концентрации как растворенного, так и взвешенного органического углерода, сопоставимые с содержанием в высокопродуктивных водах апвеллингов. Такое мощное накопление органического вещества во льду можно объяснить прежде всего высокой продукцией криоинтерстициальной флоры, в основном диатомовых водорослей.

Высокая продукция криоинтерстициальной флоры может быть обеспечена только при условии высокого содержания биогенных элементов. Однако, как было показано ранее, содержание P и Si во льду, необходимых для продуцирования такого количества органического вещества, явно недостаточно: средняя концентрация P в многолетнем льду составляет $13,3 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ и Si — $35,7 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, что по фосфору в 2—3 раза, а по кремнию в 10 раз меньше, чем в воде. На этом основании можно сделать вывод: если собственный запас P и Si в многолетнем льду невелик, то для поддержания высокой продукции органического вещества должен существовать механизм, обеспечивающий подвод биогенов в его толщу.

По-видимому, подвод биогенов в толщу льда осуществляется из воды в результате действия диффузионных процессов и осмоса. Этот способ подведения питательных веществ, вероятно, можно сравнить с работой насоса, выкачивающего биогены из воды в толщу льда, где идет их потребление микрофлорой на биосинтез. Бесперебойная работа этого механизма будет продолжаться до тех пор, пока лимит биогенов

в подстилающем лед слое не будет исчерпан. Когда же оно произойдет, работа «насоса» должна прекратиться. Важной «пружиной» в его работе является постоянное обновление воды у границы вода — лед.

Функционирование этого механизма имеет аналогию с механизмом снабжения клетки питательными веществами, идея которой была убедительно обоснована на примере снабжения биогенами продуцентов экосистемы атолла М. В. Гептнером (1979).

При фотосинтезе клетка выедаёт биогенные элементы из окружающей ее воды. Поскольку она не меняет своего положения относительно среды, то ее продукция будет лимитироваться запасом питательных веществ, находящихся в ее окружении. Если клетка движется, то лимитирования нет, так как она оmyвается свежими порциями воды с новыми биогенами. То же будет наблюдаться, если около зафиксированной на неподвижном субстрате клетки будет проходить непрерывным потоком вода, несущая питательные вещества даже в небольших концентрациях, так как для их накопления необходимо только время. Оmyвание неподвижной клетки свежими порциями воды будет подобно ее собственным движениям в водной среде.

Аналогичная ситуация складывается у нижней поверхности льда. Дело в том, что вода и лед двигаются относительно друг друга в направлениях, определяемых течениями поверхностной арктической водной массы и ветром. Если лед представить как неподвижный субстрат, то по отношению к нему вода движется. Так как в локальных масштабах направление ветра часто меняется, то в зависимости от этого меняется и направление дрейфа льда, поэтому около его «неподвижной» поверхности всегда существует течение, скорость и направление которого постоянно изменяются. Вследствие этого, например, около какой-либо фиксированной точки на нижней поверхности льда вода будет постоянно обновляться. Однако одного такого условия недостаточно, чтобы произошло обновление водной среды около данной точки подо льдом, так как извлечение биогенов из контактного слоя вода — лед идет под всей ледовой поверхностью одновременно, поэтому может наступить такой момент, когда в водном слое они будут полностью «выкачены». Наличие торосистых образований снизу способствует хорошему перемешиванию верхнего 0—25 (50) м слоя арктической водной массы, характеризующейся однородностью гидрохимических параметров (Русанов, 1980). Именно интенсивное перемешивание этого слоя, содержащего высокие концентрации Si и P в течение всего года, создает условия постоянного подъема биогенов к поверхности и компенсации их потерь в слое вода — лед, из которого происходит постоянное «выкачивание» питательных веществ в результате работы диффузионного осмотического «насоса», поставляющего их для нужд фотосинтезирующей в толще льда микрофлоры.

Рассмотренный механизм включения биогенов в лед объясняет их появление только в нижнем слое. Здесь идут их усвоение микрофлорой и рост биомассы последней. Поступление питательных веществ в вышележащие слои происходит следующим образом.

Осенью, когда начинается новое нарастание нижнего слоя на старей, из последнего часть накопленной органики, биогенов, клеток, т. е. часть всего того, что было синтезировано и запасено в межкристаллических пространствах за лето, выходит по каналам и капиллярам в новообразующий слой, а часть остается и сохраняется в изолированных ячейках до следующего ледотаяния. Несмотря на общее уменьшение содержания биогенов во всей толще, часть их сохраняется до весны. Запасы биогенов в среднем слое и части из растаяв-

шего летом верхнего слоя составляют фонд питательных веществ для организмов, обитающих наверху. Вероятно, так можно объяснить динамику Р и Si в июне — сентябре в верхних отделах льда.

На основании вышесказанного можно заключить, что нижний слой питается биогенами за счет поступлений из воды по капиллярной системе в результате работы диффузионно-осмотического «насоса», а поступление их наверх обеспечивается механическим подъемом в ячейках вследствие последовательной смены слоев в процессе таяния — нарастания льда. В таком случае верхний слой по отношению к главному источнику поступлений биогенов — нижнему слою — следует рассматривать как зависимый.

Заканчивая обсуждение механизма взаимосвязи двух компонентов — органического и биогенного, остановимся кратко на вопросе, связанном с причиной накопления органического вещества во льду (Мельников, 1985).

Основной причиной накопления высоких концентраций органического вещества в толще льда является отсутствие пресса фитофагов. Так, если в морском планктоне копеподы являются основными потребителями продукции фитопланктона и от интенсивности выедания зависит оборачиваемость веществ в экосистеме, то из-за специфичности ледового субстрата — постоянный рост снизу, а главное — узость межкристаллических пространств в сравнении с размерами тел копепод, — этой жизненной формы в биотопе льда нет, а следовательно, отсутствуют основные потребители криоинтерстициальной диатомовой флоры. Хотя некоторые представители криоинтерстициальной фауны, например молодь амфиподы *Apherusa glacialis* и гарпактициды *Tisbe furcata*, были обнаружены в межкристаллических пространствах нижнего 0—30 (40) см слоя, но они появляются во льду только зимой, в период размножения этих видов, и остаются здесь в течение нескольких месяцев. Представители же криоинтерстициальной фауны, такие как турбуллярии и нематоды, не обладают соответствующими приспособлениями (типа кремневых образований у копепод; Беклемишев, 1954) для измельчения твердых кремнистых панцирей диатомовых, поэтому вторичное трофическое звено — «диатомовая флора — фитофаги» в толще льда отсутствует. Этот феномен, вероятно, характерен не только для морских арктических льдов, но и для морских льдов Антарктики, где многочисленными работами отмечены колоссальные скопления диатомовой флоры во льдах этого района (Андрияшев, 1967; Буйницкий, 1973; Bunt, 1963; Bunt, Wood, 1963 и др.).

Поток веществ из льда в воду. В настоящее время можно считать твердо установленным факт миграции солей с жидкой фазой (Цуриков, 1976) и их вынос по каналам стока в воду в процессе ледообразования (Eide, Martin, 1975). Особенно мощно этот процесс проявляется в зимний период, когда идет интенсивное охлаждение всей толщи льда. Несомненно, что вместе с минеральными солями мигрируют и органические вещества. Хотя до сих пор нет прямых доказательств существования миграций в толще льда именно органических веществ, однако можно уверенно предполагать существование такого потока, поскольку движение и минеральных и органических веществ имеет одну и ту же природу — гравитационный сток.

Было показано, что зимой в толще льда идет потребление органического вещества криоинтерстициальными организмами, причем оно проявляется особенно заметно в его нижнем слое, где условия обитания наиболее мягкие. Помимо расхода органики на «внутренние» нужды, по-видимому, имеется вынос органического вещества из толщи льда в воду. Сильное охлаждение льда зимой приводит к тому, что соли, а вместе с ними и органические вещества выжимаются из льда в воду

и здесь включаются в трофическую сеть криопелагического биоценоза. Существование в биотопе нижней поверхности богатой по качественному и количественному составу криопелагической фауны, вероятно, обязано в первую очередь выносу изо льда именно этой органики. Анализ желудков массовых представителей автохтонной криопелагической фауны *Gammarus wilkitzkii*, *Pseudalibrotus nansenii*, *Apherusa glacialis* подтверждает это предположение: в их рацион входят те же диатомовые водоросли, которые развиваются во льду (Bradstreet, Gross, 1982). Аналогичные факты известны и для антарктической криопелагической фауны (Андряшев, 1967).

Трофическая сеть. На рис. 32 дается принципиальная схема трофических связей в экосистеме арктического морского льда.

Первичная продукция, создаваемая ледовой флорой, составляет первый трофический уровень экосистемы.

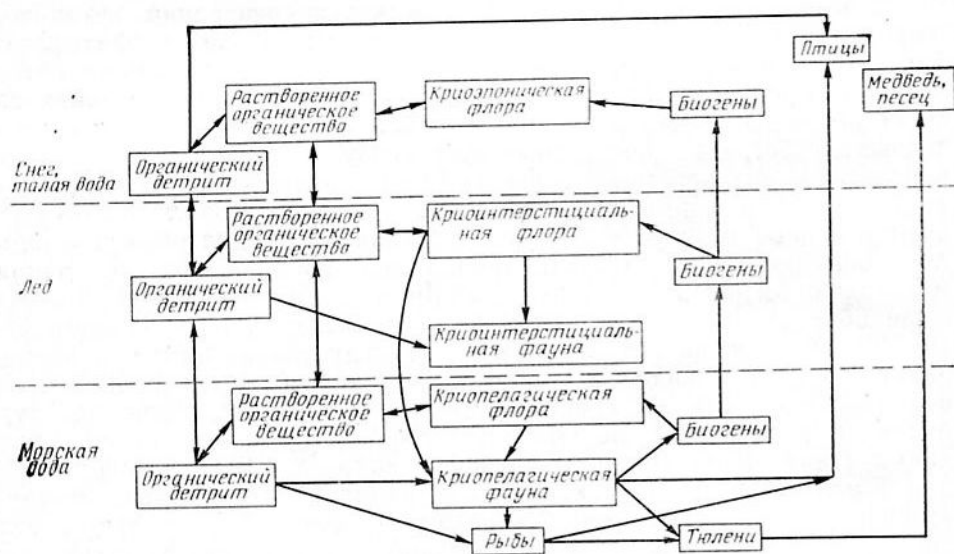


Рис. 32. Принципиальная схема трофических связей в экосистеме арктического морского льда.

Животные криоинтерстициальной и криопелагической фауны занимают второй трофический уровень. Основные его компоненты — представители двух экологических группировок: автохтоны — *Gammarus wilkitzkii*, *Mysis polaris*, *Jaschnovia johnsonii*, *Tisbe furcata*, *Apherusa glacialis*, *Pseudalibrotus nansenii* и аллохтоны — *Calanus glacialis*, *Cyclopina schneideri*, *Narapcticus superflexus*, *Parathemisto libellula* и др. Виды третьей группировки, хотя и достигают в некоторых случаях высокой численности, видимо, играют незначительную роль в пищевой сети экосистемы вследствие непродолжительного пребывания у поверхности льда. В настоящее время достоверно известно, что и арктическая и антарктическая ледовая флора входит в рацион криопелагической фауны (Андряшев, 1967; Clasby et al., 1976; Bradstreet, Gross, 1982; Kern, Carey, 1983 и др.).

Третий трофический уровень занимают рыбы, птицы и ластоногие.

Тресковые — *Boreagadus saida* и *Arctogadus glacialis* — основные потребители криопелагической фауны. Анализ содержимого желудков этих рыб, пойманных в районе Северного полюса (Андряшев и др., 1980), показал, что в их рацион входят различные ракообразные (глав-

ным образом амфиподы), большинство из которых было выявлено в составе криопелагической фауны (Мельников, Куликов, 1980). Роль этих рыб в трофической связи между животными, обитающими на нижней поверхности льда, и высшими позвоночными в Арктике отмечал А. П. Андрияшев (1954). Третий вид рыб — *Liparis koefoedii*, два экземпляра которого были обнаружены в непосредственной близости ото льда (Циновский, Мельников, 1980), видимо, трофически не связан с криопелагической фауной. В желудках этой рыбы были обнаружены типичные планктонные ракообразные — *Heterorhabdus norvegicus*, *Anguillula* sp. (Copepoda) и *Conchoecia* sp. (Ostracoda).

Авифауна насчитывает около 10 видов (Юдин, 1964), среди которых наиболее часто встречаются пуночка (*Plectrophenax nivalis*), лютик (*Plantus alle*) и бургомистр (*Larus hyperboreus*), причем в летний период эти птицы, вероятно, распространены по всей акватории СЛО, включая центральные районы бассейна. Их появление в высоких широтах определяется наличием пространств чистой воды — полыней, разводий, трещин, где они могут из воды добывать корм. Пищевой спектр этих птиц включает в основном ракообразных и рыб (Головкин и др., 1972).

Среди ластоногих — кольчатый тюлень, или нерпа (*Phoca hispida*), — самый массовый и обычный вид, встречающийся на дрейфующих льдах в центральных районах СЛО. По данным К. К. Чапского (1940), нерпы кормятся главным образом ракообразными и рыбой. Из последних первое место принадлежит полярной тресочке (*Coregonus saida*). Наряду с нерпой среди дрейфующих льдов АБ (вплоть до полюса) встречается морской заяц (*Ergasilus barbatus*). О его питании известно главным образом по наблюдениям на мелководье, где он питается моллюсками и ракообразными. К. К. Чапский (1938) сообщает о большой роли сайки в питании морского зайца. Можно предполагать, что этот вид трофически связан также с криопелагической фауной.

В зависимости от места и времени состав пищи у представителей третьего трофического уровня — тюленей и птиц — меняется и определяется в основном ее обилием. Так, весной в окраинных морях нерпа питается сайкой, которая в это время и составляет основную долю в ее рационе (Виноградов, 1949). М. Данбар (Dunbar, 1941), исследуя содержимое желудков 57 нерп, установил, что летом их пища состоит преимущественно из ракообразных. У большинства обследованных особей в желудках были найдены *Parathemisto libellula*, *Mysis polaris*, *Pseudalibrotus nansenii*, *Gammaracanthus loricatus* и другие виды, которые были обнаружены у льда (Мельников, Куликов, 1980). Среди льдов АБ, где стайные скопления тресковых редки, в рационе ластоногих, вероятно, преобладают ракообразные. В желудках нерп, добытых летом на СП-22 (1975 г.) и на СП-24 (1977 г.), удалось идентифицировать ракообразных — доминантов криопелагической фауны *Gammarus wilkitzkii*, *Mysis polaris*, *Apherusa glacialis*. Рыбы в желудках отсутствовали.

Четвертый трофический уровень в экосистеме дрейфующего арктического льда занимают белый медведь (*Thalassarcos maritimus*) и песец (*Lepus lagopus*), основной пищей которым служит нерпа (Успенский, 1973).

Рассмотренные здесь трофические связи в экосистеме арктического морского льда устойчивы только в пределах АБ и сопредельных арктических морей, где продолжительность «жизни» экосистемы определяется временем пребывания льда в Антициклональном круговороте или Трансарктическом дрейфовом выносе. В Северной Атлантике и частично Беринговом море, куда выносятся льды, происходит их таяние.

Все органические и минеральные компоненты и ледовые организмы попадают в воду и здесь включаются в трофическую сеть бореальных сообществ. Принимая во внимание крупный масштаб этого явления (ежегодный вынос льда из АБ составляет 0,8—1,3 млн. км²), можно предполагать, что тающие льды оказывают большое влияние на биологическую продуктивность атлантических и беринговоморских вод, а также на формирование донных осадков в этих районах.

Выводы

На основании синтеза материалов, представленных в главах 3 и 4, построена экологическая структура арктического морского льда.

В условиях динамичного ледового субстрата вертикальная структура населяющих его сообществ сохраняется в результате действия двух разнонаправленных потоков: 1) движения кристаллической структуры снизу вверх вследствие термодинамических процессов ледотаяния и ледообразования и 2) встречного пассивного и/или активного движения самих организмов сверху вниз. Наличие сбалансированной связи между районами продуцирования и выноса льда, особенности его циркуляции в совокупности с механизмами, поддерживающими постоянство видового состава ледовых организмов, в целом определяют стабильность экологической структуры морского льда в пространстве СЛО.

В годовом цикле развития экосистемы четко различаются две функциональные стадии: 1) фотоавтотрофная, когда идут синтез и накопление органического вещества и 2) гетеротрофная, когда происходит отдача органики организмам, зимующим в толще льда и на границе раздела вода — лед. Продукция ледовой флоры составляет более 90% суммарной продукции, синтезируемой всеми водорослями (ледовыми и планктонными). В отличие от районов, занятых сезонными льдами, в которых первичная продукция ледовых водорослей составляет 1—3% таковой фитопланктона (Subba, Platt, 1984), в центральных районах СЛО, постоянно занятых мощными многолетними льдами, доля продукции ледовой флоры значительно выше. На этом основании сделан вывод, что в АБ энергетической основой для функционирующих здесь сообществ является органика, накапливаемая в результате фотосинтеза ледовых водорослей, в то время как в АМ такой основой является органика, продуцируемая фитопланктоном. В этом состоит суть новой концепции о функционировании сообществ в центральной части СЛО.

Полученные материалы дают основание различать два основных потока веществ в экосистеме: 1) подвод биогенных элементов из воды в толщу льда, где идет их усвоение микрофлорой при фотосинтезе (летняя стадия развития) и 2) обратное — из льда в воду — движение синтезированного за лето органического вещества (зимняя стадия развития). Продолжительность вегетационного периода и величины первичной продукции во всех биотопах различаются. Данными убедительно показано, что накопление органического вещества в ледовой толще на летней стадии развития растительных сообществ является важной биогеохимической функцией экосистемы. Отсутствие в ледовой толще мощного пресса фитофагов способствует образованию высоких концентраций органики, поскольку в криоинтерстициальной фауне — ракообразные (основные потребители диатомей) летом не встречаются. Накопление при фотосинтезе ледовой флоры питательных веществ можно рассматривать как депо энергии для организмов всей трофической сети экосистемы арктического морского льда.

Заключение

Из представленных в работе материалов следует, что морской арктический лед — сложный многофункциональный природный комплекс с характерными биотопическими и биоценоотическими чертами.

Как физическая прослойка, разделяющая две различные по теплоемкости среды — воздух атмосферы и воду океана, лед находится в градиентных условиях действующих на его поверхностях абиотических факторов. Как следствие термодинамических процессов таяния и нарастания, лед постоянно меняет свою толщину, причем зимнее нарастание снизу можно рассматривать как компенсацию для восстановления слоев, уничтоженных летним таянием. Совокупность этих процессов и их сезонная периодичность есть не что иное, как гомеостаз системы в поддержании среднеравновесной толщины льда. Если эти процессы продолжают бесконечно долго, то теоретически возможно полное сновление всей его физической структуры. Наличие механизма, регулирующего среднеравновесную толщину, а также устойчивого крупномасштабного круговорота льдов и системы, поддерживающей равновесный ледовый баланс, в целом обеспечивает их устойчивое существование в пределах СЛО.

В эволюционном плане морской ледовый покров — довольно молодое образование. Свои характерные экологические черты он приобрел с конца плейстоцена и, вероятно, поэтому из идентифицированных во льду более 200 видов одноклеточных водорослей не встречено ни одного эндемичного вида, а среди эндемиков фауны выявлено только два. По-видимому, времени на образование новых, типично ледовых, видов было недостаточно и заселение биотопа льда происходило из планктона и бентоса СЛО, причем происходил отбор только тех форм, которые оказывались наиболее приспособленными к обитанию в ледовой толще. Видимо, этим можно объяснить тот факт, что его обитатели представлены в первую очередь подвижными организмами, форма и размер которых удачно «вписываются» в геометрию межкристаллических пространств.

Одновременное существование пресноводных зеленых и морских диатомовых водорослей в пределах 3—5-метровой ледовой толщи является одной из самых характерных особенностей исследуемой экосистемы. В их распределении наблюдается четкая вертикальная зональность, которая устойчиво сохраняется в физико-географических границах СЛО. Своеобразие действующих абиотических факторов, их контрастность в пределах вертикальной кристаллической структуры способствовали выработке у обитателей льда адаптаций для выживания в экстремальных условиях ледового субстрата. Если по отношению к свету пресноводные зеленые водоросли (и криоэпонтические и криоинтерстициальные) находятся в более благоприятных условиях, чем морские диатомовые (криоинтерстициальные и криопелагические), то по отношению к температуре и солености, напротив, первые обитают в более жестких условиях, чем вторые. В целом же у всех ледовых водорослей условия для фотосинтеза благоприятнее, чем у фитопланктона, так как в воду сквозь снежно-ледовый покров проникает только незначительная часть солнечной радиации, поступающей на верхнюю поверхность льда. Вероятно, именно этим можно объяснить низкую первичную продукцию фитопланктона под многолетними арктическими льдами в центральных районах бассейна (около $1 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), в сравнении с таковой у ледовых водорослей (средняя для всей толщи $16,3 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), поскольку лимитирования биогенами в обоих биотопах не наблюдается. Данными по количеству органических компонентов взвешенного и растворенного органического вещества, хлорофилла и каротиноидов убедительно показано, что морской лед значительно

превосходит их содержание в контактирующих с ним поверхностных водах. Интересно, что аналогичная ситуация наблюдается в Антарктике (Kottmeier et al., 1984). По заключению авторов, проводивших исследование в заливе Мак-Мердо в летний сезон, морской лед толщиной 3 м содержит то же количество хлорофилла и дает те же величины первичной продукции, как и вся толща воды от 10 до 1000 м. Результаты исследований дают основание заключить, что растительные сообщества морского льда вносят значительный вклад в первую продукцию водоема. В этом состоит уникальность биотопа льда в экосистеме пелагиали СЛО, а своеобразие обитателей, населяющих морской арктический лед, ставит его в ряд уникальных биотопов планеты.

В своем учении о биосфере В. И. Вернадский в разделе об особой роли гидросферы на нашей планете выделил три основных сгущения живого в океанах: планктон, бентос и саргассовые «моря». Обсуждая далее их биогеохимические и концентрационные функции, он отметил важную роль этих сгущений в концентрировании и переносе веществ в океане. Особое место он отводил биогеохимической функции живого в образовании донных осадков. В то время, когда формировалось его представление о биосфере, знания о морских льдах как о биологическом компоненте планеты были очень скудны. Но уже после знаменательного дрейфа папанинцев на СП-1 в 1937—1938 гг. в своей работе «О некоторых ближайших задачах исследования льда Арктических областей» (Вернадский, 1938) он отметил важную роль диатомовых ледовых водорослей в трансформации энергии в биохимическом цикле веществ в Северном Ледовитом океане.

В настоящее время, когда накопился большой фактический материал о биологии морских арктических льдов, есть все основания рассматривать их с позиции В. И. Вернадского как мощное сгущение живого планетарного масштаба с характерными проявлениями биогеохимических и концентрационных функций. Действительно, по мере роста льда в его кристаллическую структуру включаются все органические и минеральные компоненты, растворенные и взвешенные в морской воде, из которой он образуется, а по мере дальнейшего функционирования ледовых сообществ в его кристаллической структуре происходит мощное накопление питательных веществ, которые являются энергетической основой для организмов всей трофической сети экосистемы пелагиали СЛО. Вынос этих компонентов в результате дрейфа льда из центральных районов бассейна в районы Северной Атлантики создает при ледотаянии дополнительный источник питания для пелагических организмов, а, достигая дна, створки ледовых диатомовых водорослей формируют осадки в этом районе.

Полученные в настоящем исследовании данные позволяют на новой качественной основе представлять морской арктический лед как экологическое целое. Это дает основание вновь поднять вопрос, поставленный академиком С. А. Зерновым (1949, с. 44) о признании нового класса водных сообществ — временных обитателей льда пресноводных водоемов, так называемого пагона (pag — лед; греч.). Называя его спорным, он вместе с тем обсуждает его наравне с основными классами водных биоценозов (бентосом, планктоном и нейстоном). Спорность предоставления пагону статуса самостоятельного класса в том и состояла, что сам «класс» исчезал каждую весну, когда разрушался биотоп, т. е. лед или снег.

Учитывая специфичность морского ледового субстрата и населяющих его организмов, устойчивость связей между ними в экосистеме, а также принимая во внимание планетарность масштабов этого природного феномена, предлагается выделить сообщества, населяющие арктические морские льды, в самостоятельный класс водных сообществ и

дать ему название крион (греч.: kryos — лед, холод, мороз;ontos — существующий), т. е. существующий во льду или связанный со льдом, а пространству, занятому морским льдом, и его населению — кри а ль.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин О. А. Химия океана.— Л. Гидрометеониздат, 1966.— с. 248.
- Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР.— М.—Л.: АН СССР, 1954.— С. 1—556.
- Андрияшев А. П. О микрофлоре и фауне, связанной с Антарктическим припайным льдом//Зоологический журнал.— 1967.— Т. 44.— № 10. с. 1585—1593.
- Андрияшев А. П., Грузов Е. Н. Биологические сообщества у берегов Антарктиды//Наука и человечество.— М.: Знание, 1974.— С. 101—121.
- Андрияшев А. П., Мухомедияров Б. Ф., Павштык Е. А. О массовых скоплениях криопелагических тресковых рыб (*Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis*) в околополюсных районах Арктики//Биология Центрального арктического бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 196—214.
- Антонов В. С. Новые данные о величине жидкого стока сибирских рек, впадающих в арктические моря//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1964.— № 17.
- Антонов В. С. Влияние речного стока на ледяной покров арктических водоемов//Тр. ААНИИ.— 1965.— Т. 268.
- Антонов В. С. Природа движения вод и льдов Северного Ледовитого океана//Тр. ААНИИ.— 1968.— Т. 265.
- Атлас океанов. Северный Ледовитый океан.— М.: Глав. ред. Атласа океанов. Центр. картогр. произв. ВМФ СССР.— 1980.— 184 с.
- Бахметьев П. И. Теоретические и практические следствия из моих исследований анабиоза у животных//Природа.— 1912.— Т. 1.
- Беклемишев К. В. Обнаружение кремневых образований в кожных покровах низших ракообразных//Докл. АН СССР.— 1954.— Т. 97. № 3.— С. 543—545.
- Беклемишев К. В. Экология и биогеография океана.— М.: Наука, 1969.— 291 с.
- Белов Н. А., Лапина Н. Н. Донные отложения Арктического бассейна.— Л.: Морской транспорт, 1961.
- Беляева Т. В. Фитопланктон района дрейфа станции «Северный полюс-22»//Биол. центр. аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 133—142.
- Беляков Л. И. Дрейфовое течение подо льдом в Арктическом бассейне//Океанология.— 1974.— 14 (2).— С. 256—262.
- Беляков Л. Н., Русанов В. П. Распределение тихоокеанских вод в Арктическом бассейне по данным определений биогенных элементов//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1971.— № 38.— С. 112—115.
- Блинов Л. К. Солевой состав морской воды и льда//Тр. Госуд. океаногр. ин-та.— 1965.— № 83.
- Богоров В. Г. Биологические сезоны полярного моря//Докл. АН СССР.— 1938.— Т. 19.— № 8.
- Богоров В. Г. Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов//Зоологический журнал.— 1939.— Т. 43.— № 5.
- Богоров В. Г. Биологические сезоны в планктоне различных морей//Докл. АН СССР.— 1941.— Т. 31.— № 4.
- Богоров В. Г. Зоопланктон по сборам экспедиции на л/к «Седов» 1937—1939 гг.//Тр. дрейф. эксп. Главсевморпути на л/к «Седов» 1939—1940 гг. Изд. Главсевморпути.— 1946.— Т. III.— С. 336—370.
- Богородский В. В., Гаврило В. П. Лед. Физические свойства. Современные методы гляциологии.— Л.: Гидрометеониздат, 1980.— 383 с.
- Бондарчук Л. Л. Бентосные диатомеи Кандакашского залива Белого моря.— М.: ИОАН СССР, 1970.— 222 с.
- Бондарчук Л. Л. О механизме движения бентосных диатомовых водорослей//Экология донного населения шельфовой зоны.— М.: ИОАН СССР, 1979.— С. 9—18.
- Бродский А. И. Химия изотопов.— М.: АН СССР, 1957.— 595 с.
- Бродский А. И., Радченко Н. П., Смоленская Б. Л. Изотопный состав арктических вод//Журнал физ. химии.— 1939.— Т. 13.— № 10. С. 1494—1501.
- Бродский К. А. Жизнь в толще вод полярного бассейна//Природа.— 1956.— № 5.
- Бродский К. А., Никитин Н. М. Гидробиологические работы//Материалы наблюдений научно-исследовательской дрейфующей станции 1950—1951 гг.— 1955.— Т. 1.— С. 411—465.
- Бруевич С. В., Иваненков В. Н. Проблемы химического баланса Мирового океана//Океанология.— 1971.— Т. 11.— № 5.
- Брызгин Н. Н., Воскресенский А. И. Твердые осадки и снеготранспорт в арктических условиях//Материалы гляциол. исслед. Хроника. Обсужд. (Москва).— 1981.— № 43.— С. 79—85.

Бузуев А. Я. Использование структурных функций для определения пространственной изменчивости толщины льда//Тр. ААНИИ. 1966.— Т. 277.— С. 132—137.

Бузуев А. Я. Некоторые статистические закономерности распределения толщин многолетнего льда//Тр. ААНИИ.— 1968.— Т. 287. С. 76—84.

Буйницкий В. Х. Формирование и дрейф ледяного покрова в Арктическом бассейне//Тр. дрейф. эксп. п. л/п «Г. Седов» 1937—1940 гг.— 1951.— С. 74.

Буйницкий В. Х. Морские льды и айсберги Антарктики.— Л.: ЛГУ, 1973.— 255 с.

Буйницкий В. Х., Козыренко Т. Ф., Шамонтьев В. А. Микроскопические водоросли в припайных льдах моря Дейвиса//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1973.— № 45.— С. 100—109.

Бурковский И. В. Структура, динамика и продукция сообщества морских и псаммофильных инфузорий//Зоологический журнал.— 1978.— Т. 57.— № 3.

Бушуева И. В. К вопросу об экологии и распределении Amphipoda, Gammaridea на мелководье Новой Земли и Земли Франца-Иосифа//Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий.— Л.: Наука, 1977.— С. 277—290.

Ведерников В. И., Соловьева А. А. Первичная продукция и хлорофилл в прибрежных водах Баренцева моря//Океанология.— 1972. Т. 12.— № 4.

Вернадский В. И. О некоторых ближайших задачах исследования льда Арктических областей//Докл. АН СССР.— 1938.— Т. 19.— № 8. С. 619—622.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружение.— М.: Наука, 1965.— 374 с.

Визе В. Ю. О дрейфе льдов в Полярном бассейне//Тр. ГГИ.— 1933. Т. 10. Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона.— М.: Наука, 1968.— 320 с.

Виноградов М. Е., Мельников И. А. Изучение экосистемы пелагиали Центрального Арктического бассейна//Биол. центр. аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 5—14.

Виноградов М. П. Морские млекопитающие Арктики//Тр. Аркт. ин-та.— 1949.— Т. 202.

Виркетис М. А. Некоторые данные о зоопланктоне центральной части Арктического океана//Материалы наблюдений н/и дрейфующих станций СП-3 и СП-4 1954—1955 гг.— Л.: Морской транспорт. 1957.— Т. 1.

Виркетис М. А. Материалы по зоопланктону центральной части Арктического бассейна//Результаты н/и работ дрейф. станций СП-4 и СП-5 1955—1956 гг.— Л.: Морской транспорт.— 1959.

Возовик Ю. И. Развитие северного шельфа Евразии в аспекте концепции арктического оледенения//Континент. и островные шельфы. Рельеф и осадки.— М.: Наука, 1981.— С. 97—108.

Волков Н. А., Гудкович З. М. Основные итоги изучения дрейфа льдов в Арктическом бассейне//Проблемы Аркт. и Антаркт. 1967.— № 27.

Волков Н. А., Трешников А. Ф. О новой международной номенклатуре морских льдов//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1969.— № 32.

Воронина Н. М. Экосистемы пелагиали Южного океана.— М.: Наука, 1984.— 206 с.

Гайцхоки Б. Я. Спектральная прозрачность снега и некоторых разновидностей льда//Тр. ААНИИ.— 1970.— Т. 295.

Гайцхоки Б. Я., Спицын В. А. Некоторые результаты изменения температуры льда на дрейфующей станции СП-13Ф//Тр. ААНИИ. 1970.— Т. 295.— С. 154—158.

Гальцова В. В. Свободноживущие морские нематоды как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря//Нематоды и их роль в мейобентосе.— Л.: Наука. XV (XXIII), 1976.— С. 165—270.

Гаррисон Д. Д., Тиллер У. Я. Замерзание воды//Лед и снег. Пер. с англ. М.: Мир, 1966.— С. 191—201.

Гейрих А. К., Кособокова К. Н., Рудяков Ю. А. Сезонные изменения вертикального распределения некоторых массовых копепоид Арктического бассейна//Биол. центр. аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980. С. 155—166.

Гептнер М. В. Атолл как экологическое целое//Журнал общей биологии.— 1979.— Т. 40.— № 4.— С. 544—558.

Гиттерман К. Э. Термический анализ морской воды//Тр. Соляной лабор. АН СССР.— 1937.— Ч. 1.— № 15.

Голиков А. Н., Аверинцев В. Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земля Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения//Исслед. фауны морей. Л.: Наука, 1977.— Т. 14 (22). С. 5—54.

Головкин А. Н., Зеликман Э. А., Георгиев А. А. Биология и пищевые связи лерников (Plotus alle) с пелагическим сообществом на севере Новой Земли//Особенности биол. продуктивности вод близ птичьих базаров севера Новой Земли.— Л.: Наука, 1972.

Горбунов Ю. А., Лосев С. М. Некоторые особенности локального распределения морского льда в связи с его дрейфом//Тр. ААНИИ. 1979 а.— Т. 364.— С. 64—69.

Горбунов Ю. А., Лосев С. М. К оценке пространственной изменчивости дрейфа льда в арктических морях летом//Тр. ААНИИ.— 1979 б. Т. 364.

Гордиенко П. А. Дрейф льдов в центральной части Северного Ледовитого океана//Проблемы Севера.— 1958.— № 1.

Грищенко В. Д. Морфология поверхностей льдов Арктического бассейна//Биол. центр. аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 33—55.

Гросвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов//Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук.— М.: И-т географии АН СССР.— 1980. 39 с.

Грузов Е. Н., Пропп М. В., Пушкин А. Ф. Биологические сообщества прибрежных районов моря Дейвиса (по результатам водолазных наблюдений)//Информ. бюлл. САЭ.— 1967.— № 65.

Гудкович З. М. Результаты предварительного анализа глубоководных гидрологических наблюдений//Материалы набл. на станции СП-2 в 1950—1951 гг.— Л.: Морской транспорт, 1955.

Гудкович З. М., Никифоров Е. Г. О некоторых важных особенностях формирования аномалий плотности вод и их влияния на ледовые и гидрологические условия в Арктическом бассейне и окраинных морях//Океанология.— 1965.— Т. 5.— № 2.

Гуревич В. И. Гидрохимия озера Могильного//Реликтовое озеро Могильное.— Л.: Наука, 1975.— 298 с.

Гурьянова Е. Ф. К зоогеографии Арктического бассейна//Материалы набл. н/и дрейф. станции СП-3 и СП-4 в 1954—1955 гг.— Л.: Морской транспорт, 1957.

Гусева К. А. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища//Бюлл. МОИП. Сер. биол.— 1947.— Т. 52. № 6.

Доронин Ю. П., Хейсин Д. Е. Морские льды.— Л.: Гидрометеониздат, 1975.— 318 с.

Дубовцев В. Ф., Тимерев А. А. Проникновение тепла солнечной радиации через снежно-ледяной покров Северного Ледовитого океана (по материалам наблюдений на станции «Северный Полюс 18» в 1970 г.)//Тр. ААНИИ.— 1976.— Т. 319.— С. 81—94.

Жузе А. П. Древние диатомы и диатомовые породы Тихоокеанского бассейна//Литоология и полезные ископаемые.— М.: Наука, 1968.— С. 16—32.

Забелина М. М. Фитопланктон юго-западной части Карского моря//Тр. ААНИИ.— 1946.— Т. 193.— С. 45—73.

Захаров В. Ф. Льды Арктики и современные природные процессы//Л.: Гидрометеониздат, 1981—136 с.

Зеликман Э. А. Нетробиические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных//Океанология. Биология океана.— 1977.— Т. 2.— С. 23—33.

Зенкевич Л. А. Некоторые моменты зоогеографии Северного Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом//Зоол. журнал.— 1933.— Т. 12.— № 4.— С. 17—34.

Зернов С. А. О зимовке водяных организмов во льду и мерзлой земле, по материалам Н. В. Болдыревой, П. П. Шарминой и Ю. Д. Шмелевой. О пагоне — новый термин//Русск. гидробиол. журнал. 1928.— Т. 7.— № 1—2.— С. 1—8.

Зернов С. А. Общая гидробиология.— М.: АН СССР, 1949. 587 с.

Зубов Н. Н. О биологических свойствах морского льда//Северный морской путь.— 1935.— № 2.

Зубов Н. Н. Льды Арктики.— М.: ГУСМП, 1945.— 360 с.

Зубов Н. Н., Сомов М. М. Дрейф льда в центральной части Арктического бассейна//Проблемы Арктики.— 1940.— № 2.

Калабухов Н. И. Спячка животных.— М.— Л.: Изд. биол. и мед. лит-ры 1936.

Калитин Н. Н. Проникновение света сквозь снег//Проблемы Арктики.— 1939.— № 3.— С. 21—28.

Кашкин Н. И. О зимних «залежах» планктонных водорослей в грунте сублиторали//Тр. Ин-та океанол.— 1964.— Т. 65.

Кингери У. Ф., Гуднау У. Х. Миграция рассола в соленом льду//Лед и снег. Пер. с англ.— М.: Мир, 1966.

Киселев И. А. Материалы по микрофлоре юго-восточной части моря Лаптевых//Иссл. морей СССР.— Л.— 1932.— № 15.— С. 67—103.

Киселев И. А. Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова моря и южной части Чукотского моря//Иссл. морей СССР.— 1937.— № 25.— С. 217—245.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов.— Л.: Наука, 1969.— Т. 1.— 657 с.

Кобленц-Мишке О. И., Пелевин В. Н., Семенова М. А. Пигменты фитопланктона и использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза//Тр. ИОАН СССР.— 1975.— Т. 102.

Кожова О. М. О периодических изменениях в развитии фитопланктона озера Байкал// Тр. Всес. гидробиол. общества.— 1961.— Т. 11.

Колчак А. Лед Карского и Сибирского морей//Научн. рез. эксп. в 1900—1903 гг. под начальством барона Э. В. Толля. Отдел В. С.—Петербург.— 1909.— № 1.

Кособокова К. Н. Суточное вертикальное распределение *Calanus hyperboreus* (Kroyer) и *Calanus glacialis* (Jaschnov) в Центральном Полярном бассейне//Океанология.— 1978.— 18.— № 4. С. 722—728.

Кособокова К. Н. Сезонные изменения вертикального распределения и возрастного состава популяций *Microcalanus rugmaeus* Oncaea borealis и *O. notopus* в Центральном Арктическом бассейне//Биол. центр. аркт. бассейна. М.: Наука, 1980.— С. 167—182.

Кособокова К. Н. Зоопланктон Центрального Арктического бассейна//Автореф. дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук.— М.: ИОАН СССР, 1981.— 24 с.

Куликов А. С. К экологии двух видов гаммарид (*Amphipoda*, *Gammaridea*) и мизиды (*Mussidacea*) в криопелагическом биоценозе Центрального Арктического бассейна//Биология Центр. Аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 111—118.

Кусакин О. Г., Кудряшов В. А., Тараканова Т. Ф., Шорников Е. И. Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов//Растит. и жив. мир литорали Курильских о-вов.— Наука: СО АН СССР.— 1974.— С. 5—75.

Лавров В. В. Деформация и прочность льда.— Л.: Гидрометеиздат, 1969.

Ланская Л. А. Культивирование водорослей//Экологическая физиология морских планктонных водорослей.— Киев: Наукова думка, 1971.

Лебедев И. Влияние рек на льды арктических морей//Сов. Арктика.— 1933.—

№ 7. Линко А. К. Зоопланктон Сибирского Ледовитого океана//Зап. Ак. Наук. СПб.— 1913.— Т. 29.— № 4.

Лобышев В. И., Калинин Л. П. Изотопные эффекты D_2O в биологических системах.— М.: Наука, 1978.— 215 с.

Лобышев В. И., Мельников И. А., Есиков А. Д., Нечаев В. В. Изменение изотопного состава кислорода арктического дрейфующего льда в связи с проблемой активизации роста микроорганизмов на границе тающего льда//Биофизика.— 1984.— 29 (5). С. 835—839.

Лозина-Лозинский Л. К. Очерки по криобиологии.— Л.: Наука, 1972.— 288 с.

Лошилов В. С. Снежный покров на льдах Центральной Арктики//Проблемы Аркт. и Антаркт.— 1964.— № 17.

Ляцарев С. В. Методы определения углерода органических веществ в морской воде//Методы рыбохозяйств. и химико-океанографич. исслед. М.: ВНИРО, 1968.— № 2 (11).

Ляхин Ю. И. Насыщенность карбонатом кальция воды Охотского моря//Океанология.— 1979.— Т. 10.— № 6.

Макаров С. О. «Ермак» во льдах.— СПб, 1901.

Мальмгрен Ф. О свойствах морского льда/Пер. с англ.— М.: Гидрогр. упр. и Гидрометеокomiteта, 1930.— 90 с.

Мархасева Е. Л. Каланиды рода *Jaschovia*, nom n. (*Derjuginia* Jaschnov, поп. preaeoc.) (*Calanoida*, *Aetideidae*)//Новое в систематике морских беспозвоночных.— Л.: Наука, 1980. С. 63—76.

Мельников И. А. Микропланктон и органический детрит в водах юго-восточной части Тихого океана//Океанология.— 1975. Т. 15.— № 1.— С. 146—156.

Мельников И. А. Гидробиологические исследования в центральной части Северного Ледовитого океана//Океанология.— 1976а. Т. 16.— № 3.— С. 547—550.

Мельников И. А. Гидробиологические исследования в центральной части Северного Ледовитого океана (весна 1976 г.)//Океанология.— 1976 б.— Т. 16.— № 6.— С. 1034—1035.

Мельников И. А. Некоторые химико-экологические свойства арктического льда//Тезисы докл. I съезда сов. океан.— М.: Наука, 1977.— Т. 2.

Мельников И. А. Гидробиологические исследования в Центральном Арктическом бассейне (весна 1978 г.)//Океанология.— 1978. 18.— № 6.— С. 1132.

Мельников И. А., Павлов Г. Л. Особенности распределения органического углерода в водах и льдах Арктического бассейна//Океанология.— 1978.— Т. 18.— № 2.— С. 248—254.

Мельников И. А., Цинковский В. Д. Гидробиологические исследования в Северном Ледовитом океане на СП-23 (май—октябрь 1977 г.)//Океанология.— 1978.— Т. 18.— № 2.— С. 378—379.

Мельников И. А. Криобиологические наблюдения в Центральном Арктическом бассейне (метод и некоторые результаты исследований)//Океанология.— 1979. Т. 19.— № 1.— С. 150—155.

Мельников И. А. Экосистема арктического дрейфующего льда//Биол. центр. аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 61—97.

- Мельников И. А., Куликов А. С. Криопелагическая фауна Центрального Арктического бассейна//Биол. центр. аркт. бассейна. М.: Наука, 1980.— С. 97—111.
- Мельников И. А. Гидробиологические исследования в Северном Ледовитом океане (СП-22 декабрь 1979 г.—апрель 1980 г.)//Океанология. 1981.— Вып. 21.— № 2.— С. 397.
- Мельников И. А. Место и роль экосистемы дрейфующего льда в пелагиали Центрального Арктического бассейна//Тез. докл. Школа-семинар по «Проблемам экологии Полярных областей». Мурманск.— 1981.
- Мельников И. А. Роль дрейфующего льда в концентрировании и переносе биогенных и органических веществ в пелагиали Центрального Арктического бассейна//Пространственно-временные структуры гидрохим. и гидрофиз. характеристик морей. Всес. семинар. симпоз.— Таллин.— 1981.— С. 61—63.
- Мельников И. А. Некоторые особенности распределения биогидрохимических характеристик в толще арктического дрейфующего льда//Обмен хим. элементами на границах раздела мор. среды. Материалы науч. симпоз.— Ноябрь. 1980, М., 1981. С. 100—112.
- Мельников И. А. Гидробиологические исследования на СП-22 в Северном Ледовитом океане (весна 1981 г.)//Океанология. 1982.— 11.— № 1.— С. 158.
- Мельников И. А. Подледные гидробиологические наблюдения в Центральной Арктике//Сб. работ. Ин-т биол. моря. Дальневост. научн. центр. АН СССР.— 1982.— № 25.— С. 68—73.
- Мельников И. А. Биотопические черты дрейфующего льда Центрального Арктического бассейна//Тез. докл. II съезда сов. океан. Т. 3., ч. I.— Севастополь. 1982. С. 75.
- Мельников И. А. Об особенностях биологической продуктивности вдоль кромки арктических льдов//Природ. среда и биол. ресурсы морей и океанов. Тез. докл. Всес. конф. Прир. среда и пробл. изуч., освоения и охраны биол. ресурсов морей СССР и Миров. океана.— Май 1984а.— Л., 1984.— С. 14—15.
- Мельников И. А. Об особенностях распределения и поведения массовых видов криопелагической фауны под дрейфующим арктическим льдом//Зоол. журнал.— 1984, 6. Т. 63.— № 1.— С. 16—21.
- Мельников И. А. Растворенный и взвешенный органический углерод во льдах Арктического бассейна//Гидрохим. процессы в океане.— М.: ИО АН СССР, 1985.— С. 86—89.
- Мельников И. А., Лобышев В. И. Фракционирование ^{18}O в снежно-ледяном покрове Центрального Арктического бассейна//Океанология.— 1985.— 25 (2).— С. 237—241.
- Мельников И. А., Коржикова Л. И., Налбандов Ю. Р. Содержание и динамика биогенных элементов в снежно-ледяном покрове Арктического бассейна//Гидрохим. процессы в океане.— М.: ИО АН СССР, 1985. С. 90—93.
- Мельников И. А. Об условиях обитания ледовой флоры в Центральной части Арктического бассейна//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1986.— № 62.— С. 59—62.
- Мельников И. А., Бондарчук Л. Л. К экологии массовых скоплений колониальных диатомовых водорослей под арктическим дрейфующим льдом//Океанология.— 1987.— Т. 27.— № 2.— С. 317—321.
- Методы гидрохимических исследований океана.— М.: Наука, 1978.— 271 с.
- Михайлова Н. Ф. Спорообразование и его значение в биологии видов рода *Chaetoceros* Ehrh.//Тр. Севаст. биол. станции. 1960.— Т. 13.
- Монин А. С., Шишков Ю. А. История климата.— Л.: Гидрометеоздат, 1979.— 407 с.
- Назаров В. С. Количество льда в Мировом океане и его изменения//Океанология.— 1963.— Т. 3.— № 2.— С. 243—249.
- Несис К. Н. Существовал ли в плейстоцене панарктический ледниковый покров?//Биология моря.— 1983.— № 6.— С. 11—19.
- Одум Ю. Основы экологии.— М.: Мир, 1975.— 740 с.
- Павштик Е. А. Сезонные изменения возрастного состава популяций веслоногих рачков *Calanoida* в Арктическом бассейне//Исслед. фауны морей. Зоол. ин-т АН СССР.— 1977.— 19 (27).— С. 56—73.
- Павштик Е. А. О некоторых закономерностях в жизни планктона Центрального Арктического бассейна//Биол. центр. аркт. бассейна.— М.— 1980.— С. 142—154.
- Палибин И. В. Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане летом 1901 г.//Изв. СПб. Ботанич. сада.— 1903—1906.— Т. 3, 4.— 128 с.
- Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали.— М.: Наука, 1968.— 185 с.
- Петрова М. А. Пути ассимиляции РОВ планктонными организмами//Экология, 1973.— № 4.
- Порецкий В. С. Диатомовые пловучих льдов Печорского моря.//Изв. Гос. Географ. о-ва, № 10, 1939.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли СССР.— Ч. 1 — Л.: Наука, 1974.

- Русанов В. П. Гидрохимическая характеристика поверхностных вод Арктического бассейна.//Биол. центр. аркт. бассейна.—М.—1980.—С. 15—33.
- Риклефс Р. Основы общей экологии.—М.: Мир, 1979.—424 с.
- Савельев Б. А. Строение, состав и свойства ледяного покрова морских и пресных водоемов.—М.: МГУ, 1963.—541 с.
- Северный Ледовитый и Южный океаны//Под ред. Трешникова А. Ф. и Сальникова С. С.—Л.: Наука, 1985.—501 с.
- Селицкий Ю. Б., Ферронский В. И. Стабильные изотопы водорода и кислорода при изучении закономерностей движения природных вод и их генезиса//Природные изотопы гидросферы.—М.: Недра, 1975.—277 с.
- Семина Г. И. Фитопланктон Тихого океана.—М.: Наука 1974. 239 с.
- Семина Г. И., Рыжов В. М. Ареалы некоторых видов фитопланктона Северного полушария//Исследования океанического фитопланктона.—1985.—С. 16—27.
- Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология и распространение.—М., 1960.—349 с.
- Соколов И. И. Паукообразные. Часть II Водяные клещи//Фауна СССР.—1952.—Т. 5.—№ 5.—201 с.
- Соколова Н. И. Соловьева А. А. Первичная продукция в губе Дальнеземецкой (прибрежье Мурман) в 1967 г.//Океанология. 1971.—Т. 2.—№ 3.
- Сомов М. М. О построении схемы дрейфа льдов в Полярном бассейне//Пробл. Аркт.—1939.—№ 5.
- Степанов В. Н. О специфических особенностях вертикальной циркуляции вод Арктического бассейна//Докл. АН СССР.—1969. Т. 187.—№ 1.—С. 187—189.
- Сушня Л. М., Финенко З. З. Содержание взвешенного органического вещества в водах Тропической Атлантики и некоторые количественные соотношения между его компонентами//Океанология.—1966.—Т. 6.—№ 5.
- Тейс Р. В. Изменение концентрации дейтерия в процессе таяния льда//Докл. АН СССР.—1946.—Т. 53.—№ 6.—С. 533—536.
- Тейс Р. В., Флоренский К. И. Изотопный состав снега//Докл. АН СССР.—1940.—Т. 28.—№ 1.
- Тимофеев В. Т. Водные массы Арктического бассейна.—Л.: Гидрометеиздат, 1960.—191 с.
- Томирдиаро С. В. Арктическая лессово-ледовая равнина как американо-азиатский мост и ее термокарстовое разрушение в голоцене//Берингия в кайнозое.—Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976.—С. 78—88.
- Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации.—М.: Наука, 1967.—143 с.
- Трешников А. Ф. Поверхностные воды в Арктическом бассейне//Проблемы Арктики.—1959.—№ 7.
- Трешников А. Ф., Баранов Г. И. Структура циркуляции вод Арктического бассейна.—Л.: Гидрометеиздат, 1972.—158 с.
- Усачев П. И. Состав и распределение фитопланктона Баренцева моря летом 1931 г.//Тр. АНИИ.—1935.—Т. 21.—94 с.
- Усачев П. И. Биологический анализ льдов//Докл. АН СССР. 1938.—Т. 19.—№ 8.—С. 643—646.
- Усачев П. И. Биологические показатели происхождения льдов в Карском море, море Лаптевых и в проливах архипелага Земли Франца-Иосифа//Тр. Ин-та океанологии.—1946.—Т. 1.—С. 113—150.
- Усачев П. И. Общая характеристика фитопланктонных морей СССР//Успехи совр. биологии.—1947.—Т. 23.—№ 2.—С. 265—288.
- Усачев П. И. Микрофлора полярных льдов//Тр. ИО АН СССР.—1949. Т. III.—С. 216—259.
- Усачев П. И. Фитопланктон у Северного полюса (по сборам П. П. Шишова на 1-й дрейфующей станции СП-1 1937—1938 гг. под начальством И. Д. Папанина//Тр. Всес. Гидроб. об-ва.—1961. Т. II.
- Успенский С. М. Родина белых медведей.—М.: Мысль, 1973. 176с.
- Финенко З. З. Адаптация планктонных водорослей к основным факторам океанической среды//Океанология. Биология моря. 1977.—Т. 1.—С. 9—18.
- Фовинкель Е., Орвиг С. Климат Арктического бассейна//Климат полярн. районов.—Л.: Гидрометеиздат, 1973.—С. 170—317.
- Хайлов К. М., Финенко Г. А., Бурлакова З. П., Смирнов В. А. О связи стационарных концентраций основных форм органического вещества в морской воде и удельной скорости их трофического использования организмами прибрежных сообществ//Докл. АН СССР.—1973.—Т. 209.—№ 5.
- Хлебовин В. В. Приспособления животных к изменениям солености и ионного состава воды//Биология океана.—1977.—Т. 1.—С. 26—35.
- Христофорова Н. К. и др. Содержание Mg, Fe, Mn, Ni, Cr, Cu, Zn в белках морских водорослей//Биология моря. 1976.—№ 2.—С. 69—72.
- Цветкова Н. Л. Некоторые особенности экологии, рост и продукция двух видов гаммарид (Amphipoda, Gammaridae) в высоких широтах Арктики//Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий.—Л.: Наука, 1977. С. 291—298.

- Циновский В. Д., Мельников И. А. О нахождении *Liparis koefoedi* (Liparidae, Osteichthyes) в водах Центрального Арктического бассейна//Биология Центр. Аркт. бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 211—214.
- Цуриков В. Л. Жидкая фаза в морских льдах.— М.: Наука, 1976. 210 с.
- Цуриков В. Л. Механизмы заселения морского льда и возможности развития в нем микрофлоры//Биология Центр. аркт. бассейна. М.: Наука, 1980.— С. 118—132.
- Чавтур В. Г. Видовой состав и особенности распределения планктонных ostracod (Ostracoda, Mollusca) в центральной части Арктического бассейна//Зоол. журнал.— 1978.— 57, № 12.— С. 1790—1798.
- Чапский К. К. Морской заяц Карского и Баренцева морей (биология и промысел)//Тр. Аркт. Ин-та.— 1938.— Т. 123.
- Чапский К. К. Нерпа западных морей Советской Арктики//Тр. Аркт. Ин-та.— 1940.— Т. 145.
- Черепанов Н. В. Систематизация кристаллических структур льдов в Арктике//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1972.— № 40. С. 78—83.
- Черниговский Н. Т. О радиационных свойствах снегового покрова и льда арктических морей//Проблемы Арктики.— 1939.— № 6. С. 31—38.
- Чернякова А. М. Определение растворенного кислорода//Методы гидрохим. исслед. океана.— М.: Наука, 1978.— С. 133—150.
- Чесунов А. В. Новая свободноживущая нематода, связанная с морским арктическим льдом//Зоол. журнал.— 1986.— Т. 65, № 12. С. 1782—1787.
- Шведе Е. Е. Айсберги Северо-Западной Атлантики//Океанология. 1966.— Т. 4.— № 4.— С. 608—614.
- Ширшов П. П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа//Тр. Аркт. Ин-та. 1935.— Т. 14.— С. 73—162.
- Ширшов П. П. Планктон как индикатор ледового режима моря//Науч. работы эксп. на ледоколе «Красин» в 1935 г.— Л.: Главсевморпуть, 1936.
- Ширшов П. П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом//Биол. индикаторы гидрол. и ледового режима полярных морей СССР.— Л.: Главсевморпуть, 1937.— С. 47—110.
- Ширшов П. П. Океанологические наблюдения//Докл. АН СССР. 1938.— Т. 19.— № 8.
- Ширшов П. П. Научные результаты дрейфа станции «Северный Полюс». Рельеф дна и водные массы центральной части Северного Ледовитого океана//Общее собрание АН СССР 14—17 февраля 1944 г.— М.— Л.— 1944.— С. 110—140.
- Шмидт П. Ю. Анабиоз.— М.— Л.: АН СССР, 1955.
- Шнайхер А. О. Айсберги Северной Атлантики как показатель крупномасштабных гидрометеорологических процессов//Тр. ААНИИ.— 1973.— Т. 318.— С. 53—68.
- Штокман В. Б. Исследование влияния ветра и рельефа дна на результирующую циркуляцию в неоднородном океане//Тр. ИОАН СССР.— 1949.— Т. 3.
- Шулейкин В. В. Анализ дрейфа станции «Северный Полюс»//Докл. АН СССР.— 1941.— Т. 31.— № 9.
- Юдин К. А. К авифауне центральной части Арктического бассейна//Тр. ААНИИ.— 1964.— Т. 259.
- Яковлев Г. И. Ледоисследовательские работы в Центральной Арктике//Проблемы Арктики и Антарктики.— 1962.— № 11.— С. 47—57.
- Яшнов В. А. Планктоническая продуктивность северных морей СССР//Моск. общество испытат. природы. М.: 1940.
- Яшнов В. А. *Derjuginia*—новый род Copepoda Полярного бассейна//Бюлл. МОИП.— 1947.— Т. 52.— № 4.
- Aagaard K., Coachman L. K. Recent studies on Arctic Currents//Polar Ocean, ed M. Dunbar. Arc. Inst. N. Amer.— 1977.— P. 87—98.
- Adams C. M., French D. N., Kingery W. D. Solidification of sea ice//J. Glaciology. 1960. 3.— N. 28.— P. 745—761.
- Alexander V. Primary productivity regimes of the nearshore Beaufort sea, with reference to the potential role of ice biota//J. C. Reed and J. E. Sater (eds). The Coast and Shelf of the Beaufort Sea. Arc. Ins. N. Amer.— 1974.
- Allen H. L. Production and utilization of dissolved organic carbon during in situ phytoplankton photosynthesis measurements//Int. Revue ges. Hydrobiol. 1973 — V. 58.— P. 843.
- Anderson D. L., Weeks W. F. A theoretical analysis of sea ice strength//Trans. Am. Geoph. Union.— 1958.— V. 39, N. 4. P. 632—640.
- Anderson G. C., Zeitschel R. P. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore area of the Northeast Pacific Ocean//Limnology and Oceanography.— 1970.— V. 15, N 3.
- Anderson O. R. Respiration and photosynthesis during resting cell formation in *Amphora coffeaeformis* (AG) Kütz//Limnology and Oceanography.— 1976.— V. 21, N 3.
- Antia N. J. Effects of temperature on the darkness survival of marine microplanktonic algae//Microbial Ecol.— 1976.— V. 3, N 1.— P. 41—54.

Antia N. J., Cheng J. Y. The survival of axenic cultures of marine planktonic algae from prolonged exposure to darkness at 20° C//*Phycologia*—1970.—V. 9.—P. 179—183.

Antia N. J., Berland R. P., Bonin D. J., Maestrini S. Y.//Utilization de la matiere organique dissoute en tant que substrat par les algues unicellulaires marines//Subst. org. natur. dissoutes eau mer. Colloq. GABIM, 1976. Paris.—1978.—P. 147—178.

Apollonio S. The Chlorophyll content of Arctic Sea—Ice//*Arctic*.—1961.—V. 14, N. 3.

Assur A., Weeks W. F. Growth, structure and strength of Sea ice//*Inter. Assoc. Sci. Hydrol.*—1963.—N 61. Berkley.

Barnard J. L. Epipelagic and under-ice amphipoda of the central Arctic basin//*Geoph. Res. Papers*. N 63. *Sci. Studies at Fletcher's ice. Island. T. S.* 1952—1955.—V. 1.—P. 115—129.

Barnes T. C. A possible physiological effect of the heavy isotope of H in water//*J. Amer. Chem Soc.*—1933.—V. 55, N 10. P. 4332—4333.

Baust J. G., Lee R. E. Adaptative potential of terrestrial invertebrates: Maritime Antarctica//*Antarct. J. U. S.* 1981.—16, N 5.—P. 175—176.

Beers J. R., Stewart G. L. Micro-zooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific//*Deep-Sea Res.*—1971.—V. 18, N 9.

Bennington K. O. Some chemical composition studies on arctic sea ice//Ice and Snow: properties, progresses and applications. Ed. by W. D. Kingery.—Cambridge: MIT Press. Nass.—1962. P. 248—257.

Bradstreet M. S. W., Cross W. E. Trophic Relationships at High Arctic ice edges//*Arctic*.—1982.—V. 35, N 1.—P. 1—12.

Bunt J. S. Microbiology of Antarctic Sea ice//*Nature*.—1963.—V. 199.—P. 1255—1257.

Bunt J. S., Lee C. C.//*J. Marine Res.*—1970.—28 (304).

Bunt J. S., Lee C. C. Data on the composition and dark survival of four sea-ice microalgae//*Limnology and Oceanography*.—1972.—V. 17, N 3.—P. 458—461.

Bunt J. S., Wood E. J. F. Microalgae and Antarctic Sea ice//*Nature*.—1963.—1963.—199.—P. 1254—1255.

Burkholder P. R., Mandelli E. F. Productivity of microalgae in Antarctic Sea ice//*Science*.—1965.—V. 149, N 3686.—P. 872—874.

Bursa A. Phytoplankton of the Calanus Expedition in Hudson Bay, 1953 and 1954//*J. Fish. Res. Bd. Can.*—1961.—V. 18.—P. 51—83.

Bursa A. S. The annual oceanographic cycle at Igloodik in the Canadian Arctic. II Phytoplankton//*J. Fish. Res. Bd. Can.*—1961.—V. 18, N 4.—P. 563—615.

Bursa A. S. Phytoplankton in coastal waters of the Arctic ocean at Point Barrow, Alaska//*Arctic*.—1963.—V. 16.—P. 62—239.

Campbell W. B., Jacobsen T. R., Pomeroy L. R. Heterotrophic — photoautotrophic index: a quantitative parameter of microbial interactions applied to a Gulf Stream intrusion//*Mar. Sci. Commun.*—1979.—V. 5.—N 6.—P. 383—398.

Carsey F. D. Arctic sea ice distribution at end of summer 1973—1976 from satellite microwave data//*J. Geoph. Res.*—1982.—C. 87.—N. 8.—P. 5809—5835.

Chengalath R. The Rotifera of the Canadian Arctic sea — ice, with description of a new species//*Can. J. Zool.*—1985.—63 (9). P. 2212—2218.

Chodat R. Les neiges colorées//*Rev. Gen. Sci.*—1917.—V. 1.—P. 1—18.

Clarke A. J. On wind-driven quasi-geostrophic water movements near fast ice edges//*Deep-Sea Res.*—1978.—V. 25, N 1.

Clark D. L. Arctic ocean ice cover and its late Cenozoic history//*Geol. Sec. Amer. Bull.*—1971.—V. 82, N 12.—P. 3314—3324.

Clasby R., Horner R., Alexander V. Ecology and metabolism//*Inst. Mar. Sci. (Alaska). Rep. R 72*.—1972.—56 p.

Clasby R. C., Horner R., Alexander V. An in situ method for measuring primary productivity of Arctic sea ice algae//*J. Fish. Res. Board of Canada*.—1973.—30 (6).—P. 835—838.

Clasby R. C., Alexander V., Horner R. Primary productivity of sea-ice algae//*Assessment of the Arctic Nar. Environment: Selected Topics. Univ. of Alaska*.—1976.—P. 289—303.

Cleve P. T. On diatoms from the arctic seas//*Svenska Vetenskapsakademien*.—1883.—1 (13).—P. 1—29.

K. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1880.—V. 17 (2).—P. 1—122.

Cleve P. T., Grunow A. Beitrage zur kenntniss der arctischen Diatomeen//*Coachman L. K., Barnes C. A. The contribution of Bering sea water in the Arctic Ocean//Arctic*.—1961.—V. 14, N 3.—P. 147—161.

Coachman L. K., Newton J. L. Water and ice motion in the Beaufort Sea, spring 1970//*AIDJEX Bull.*—1972.—12.—P. 61—92.

Colbeck S. C. Water flow through heterogeneous snow//*Cold. Reg. Sci. and Technol.*—1979.—1, N 1.—P. 37—45.

Craig H. Standart for reporting concentrations of deuterium and oxygen 18 in natural waters//*Science*.—1961.—V. 133.—P. 1833—1834.

Craig L. The fractal dimension and ecology//Specul. Sci. and Technol. 1983. 6, N 2.—P. 131—142.

Danielsson L. G., Westerlund S. Trace metals in the Arctic ocean. 1981.—P. 85—95.

De Vries A. L., Eastman J. T. Lipid sacs as a buoyancy adaptation in a Antarctic fish//Nature.—1978.—V. 271, N. 5643.—P. 352—353.

Dickie G. On the Algae found during the Arctic Expedition//J. Linn. Soc. Bot.—1880.—V. 17.—P. 6—12.

Digby P. S. The vertical distribution and movement of marine plankton under midnight sun conditions in Spitzbergen//J. Animal Ecol.—1961.—V. 30.

Doucette G. J., Fryxell G. A. *Thalassiosira antarctica*: vegetative and resting stage chemical composition of an ice-related marine diatom//Marine Biology.—1983.—V. 78, N 1.—P. 1—6.

Dunbar M. J. On the food of seals in the Canadian eastern Arctic//Canadian J. of Res.—1941.—V. 19.

Dunbar M. J., Acreman J. C. Standing crops and species composition of diatoms in sea ice from Robeson Channel to the Gulf of St. Lawrence//Ophelia.—1980.—V. 19, N 1.—P. 61—72.

Dunbar M. J., Harding G. Arctic ocean water masses and plankton—a reappraisal//Arctic drifting stations. America.—1968.—P. 315—326.

Dunbar M., Wittman W. Some features of ice movement in the Arctic basin//Proceedings of the Arctic Basin Symposium, October 1962. Arctic Inst. N. Amer.—1963.—P. 90—104.

Durbin E. G. Aspects of the biology of resting spores of *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Detonula convervacea*//Marine Biology.—1978.—V. 45, N 1.—P. 31—37.

Ehrenberg C. G. Einer Nachtrag zu dem Vorträge über Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Süd- und Nord-America//Monatsber. Deut. Akad. Wiss. Berlin.—1841.—P. 202—207.

Eide I., Martin S. The formation of brine drainage features in young sea ice//J. Glaciol.—1975.—V. 14, N 70.—P. 137—153.

El-Sayed S., Mandelli E. F. Primary production and standing crop of phytoplankton in the Weddell Sea and Drake Passage//Biology of the Antarctic seas.—1965.—V. 2.

English T. S. Some biological oceanographic observations in the Central North Polar Sea; Drift Station Alpha, 1957—1958//Arct. Inst. North America. Scient. Rep.—1961.—V. 15.—P. 59.

Ewing M., Donn W. L. A theory of ice ages//Science.—1956.—V. 123 (3207).—P. 1061—1066.

Frederking R. M. W., Timco G. W. NRC ice property measurements during the Canmar Kigoriak trials in the Beaufort Sea winter 1979—80//Nat. Res. Council. Can. Div. Build. Res. Pap.—1980.—N 947.—64 p.

Garrison D. L., Buck K. R., Silver M. W. Ice algal communities in the Weddell Sea//Antract. J. US.—1982.—V. 17, N 5.—P. 157—159.

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//University of S. California, Depart. of Biolog. Sciences. Tech. Report.—1970.—N 1.

Golikov A. N., Scarlati O. A. Comparative characteristics of some ecosystems of the upper regions of the shelf in tropical, temperate and Arctic waters//Helgolander wiss. Meeresunters.—1973.—V. 24.—P. 219—234.

Grainger H. Zooplankton from the Arctic Ocean and adjacent Canadian waters//J. Fish. Res. Board Canada.—1965.—V. 22.—N 2.—P. 543—564.

Grainger E. H. Primary production in Frobisher Bay, Arctic Canada, Ed. Dunbar M. J. Marine Production Mechanisms.—Cambridge Univ. Press.—1979.—P. 9—30.

Grainger E. H., Mohammed A. A., Lovrity J. E. The sea ice of Frobisher Bay, Arctic Canada//Arctic.—1985.—38, N 1.—P. 25—30.

Gran H. H. Diatomaceae from the ice-floes and plankton of the Arctic Ocean. The Norwegian North Polar expedition. 1893—1896//Scientific results.—1904 a, V. IV (1900).—P. 3—74.

Gran H. H. Die Diatomeen der arktischen Meere//I. Teil: Die Diatomeen des Planktons. Fanna arct. 1904 b.—3.—P. 511—554.

Grant W. S., Horner R. A. Growth responses to salinity variation in four Arctic ice diatoms//J. of Phycology.—1976.—V. 12, N 2.—P. 180—185.

Grice G. D. Copepods collected by the nuclear submarine «Seadragon» on a cruise to and from the North, Polar, with remarks on their geographic distribution//J. Mar. Res.—1962.—V. 20, N 1.

Grunow A. Die Diatomeen von Franz-Josefs Land//Denkschr. Kgl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Cl.—1884.—48, N 2.—P. 53—112.

Gulliksen B. Under-ice fauna from Svalbard waters//Sarsia.—1984.—69 (1).—P. 17—25.

Hameedi M. J. Aspects of water column primary productivity in the Chukchi Sea during summer//Mar. Biol.—1978.—V. 48. P. 37—46.

- Hanson K. J. The albedo of sea-ice and ice islands in the Arctic ocean basin//Arctic.—1961.—V. 14, N 3.—P. 188—196.
- Harding G. C. H. Zooplankton distribution in the Arctic ocean with the notes on life cycles//Master's thesis. McGill University.—1966.
- Harrison J. D. Measurement of brine droplet migration in ice//J. Appl. Phys.—1965.—V. 36, N 12.
- Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters//Part. V., Bacillariophyceae (Diatoms), London, 1964.
- Herman J., Hopkins D. M. Arctic oceanic climate in late Cenozoic time//Science.—1980.—V. 209, N 4456.—P. 557—562.
- Hibler W. D.//J. Phys. Ocean.—1979.—V. 9.—P. 815—846.
- Holan R. The life history and ecology of the snow algae *Chloromonas pichinchae* (Chlorophyta, Volvocales)//Phycologia.—1975.—V. 14, N 4.—P. 213—226.
- Holm-Hansen O., Booth C. R. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance//Limnol. Ocean.—1966.—V. 11, N 4.
- Holmquist C. *Mysis polaris*—a new species of the genus *Mysis*//Kungl. Fysiografiska Sällskapet i Lund Forhandlingar.—1959.—Bd. 29, N 2.—P. 21—25.
- Hopkins J. T. A study of the diatoms of the Estuary Sussex. I. The movement of the mud-flat diatoms in response to some chemical and physical changes//J. Mar. Biol. Assoc. U. K.—1963.—43.—V. 3.
- Hopkins J. T. Some light-induced changes in behavior and cytology in an estuarine mud-flat diatom//The British Ecol. Soc. Symp., Oxford.—1965.—N 5.
- Horner R. A. Sea ice organisms//Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev. Vol. 14. Aberdeen.—1976.—P. 167—182.
- Horner R. A., Alexander V. Algal populations in Arctic sea ice: An investigation of heterotrophy//Limnology and Oceanography.—1972.—V. 17, N 3.—P. 454—458.
- Horner R., Schrader G. Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea//Arctic.—1982.—35, N 4.—P. 485—503.
- Hsiano S. I. C., Foy M. G., Kittle D. W. Standing stock, community structure, species composition, distribution and primary production of natural populations of phytoplankton in the southern Beaufort Sea//Can J. Bot.—1977.—55.—P. 685—694.
- Hughes K. H. Seasonal vertical distribution of copepods in the Arctic water in the Canadian Basin of the north polar sea//Marter's thesis. University of Washington.—1968.
- Hunkins K. Water stress and ocean current measurements at Camp 200//AIJEX Bull.—1972.—12.—P. 35—60.
- Hunkins K. Oceanographic aspects of the Arctic ice//Polar ocean, ed Dunbar M., Arctic Inst. N. Amer.—1977.—P. 209—218.
- Ito H., Müller F. Ice movement through Smith sound in northern Baffin Bay, Canada, observed in satellite imagery//J. Glaciol.—1982.—28.—N 98.—P. 129—143.
- Jacobs J. D., Barry R. G., Weaver R. L. Fast ice characteristics, with special reference to the eastern Canadian Arctic//Polar Record.—1975.—V. 17, N 110.
- Jarosch R. Physiology and biochemistry of algae/Ed. Lewin R. A., New York: Academic Press. 1962.
- Johnson M. W. Zooplankton collections from the high Polar basin with special reference to the copepoda//Limnology and Oceanography.—1963.—V. 8, N 1.
- Jones E. P., Coote A. R., Levy E. M. Effect of sea meltwater on the alkalinity of seawater//J. Mar. Res.—1983.—41, N 1.—P. 43—52.
- Kawamura A. Observations of the phytoplankton in the Arctic ocean in 1964//Infor. Bull. Plank Jap. Comm. Number Dr. Matsues.—1967.—P. 71—89.
- Kawecka B., Drake B. G. Biology and ecology of snow algae. I. The sexual reproduction of *Chlamydomonas nivalis* (Bauer) Wille (Chlorophyta, Volvocales)//Acta Hydrobiol.—1978.—20, N 2.—P. 111—116.
- Kern J. C., Carey O. G. Jr. The faunal assemblage inhabiting seasonal sea-ice in the nearshore Arctic Ocean with emphasis on copepods//Mar. Ecol. Progr. Ser.—1983.—10 (2).—P. 159—167.
- Kitchell J. A. Late cretaceous and paleocene diatoms from the central Arctic ocean//International Symposium on Living and fossil diatoms. 1—6, September, 1980, Budapest, Hungary.—1980.
- Koerner R. M. The mass balance of the Sea ice of the Arctic ocean//J. Glaciol.—1973.—V. 12, N 65.
- Kol E. Kryobiologie (biologie und limnologie des Schnees und Eises). I. Kryovegetation//Stuttgart. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.—1968.—P. 1—216.
- Kottmeier S. T., Muscat A. M., Craft L. L., Kastendiek J. E., Sullivan C. W.//Ecology of sea-ice microbial communities in McMurdo Sound, Antarctica, in 1983//Antarct. J. U.S.—1984.—19, N 5.—P. 129—131.
- Krebs W. N. Ecology and preservation of neritic marine diatoms, Arthur Harbor, Antarctica//Diss. of d. ph., Univ. California.—1978.—216 p.

- Lake R. A., Lewis E. L. Salt rejection by sea-ice during growth//J. Geoph. Res.—1970.—75 (3).—P. 583—597.
- Lewin J. C., Hellebust J. A. Heterotrophic nutrition of the marine pennate diatom, *Cylindrotheca fusiformis*//Can. J. Microbiol. 1970. V. 16.—P. 9—123.
- Lewis J. G., Thompson T. G. The effect of freezing on the sulfate/chlorinity ratio of sea water//J. Mar. Res.—1950.—V. 9, N 3.
- Li W. K. W., Harison W. G. Carbon flow into the end-products of photosynthesis in short and long incubations of a natural phytoplankton//Mar. Biol.—1982.—72.—P. 175—182.
- Lipps J. H., Delaca T. E., Ronan T. B. Jr. Морские организмы и экология под ледовым шельфом Росса (82°22 ю. ш., 168° з. д.): наиболее южный район в Тихом океане/14-й Тихоок. науч. конгр., Хабаровск, 1979, Ком. Мор. науки. Секц. F. IV. Тез. докл. М. 1979. P. 20—21.
- Malmgren F. On the properties of sea-ice//The Norw. North Polar Exped. with «Maud» 1918—1925.—1927.
- Martin S. A hydrodynamic curiosity: the salt oscillator//Geoph. Fluid Dynam.—1970.—V. 1, N 1.
- Matheke G. E. M., Horner R. Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi Sea near Barrow, Alaska//J. Fish. Res. Bd. Can.—1974.—31 (11).—P. 1779—1786.
- Maykut G. A., Grenfell T. C. The spectral distribution of light beneath first-year sea ice in the Arctic ocean//Limnology and Oceanography.—1975.—V. 20, N 4.—P. 554—563.
- Maykut G. A., Untersteiner N. Some results from a time dependent, thermodynamic model of sea ice//J. Geoph. Res.—1971.—V. 76, N 6.
- Meguro H. Plankton ice in the Antarctic ocean//Antarctic Record.—1962.—V. 14.—P. 1192—1199.
- Meguro H., Ito K., Fukushima H. Diatoms and the ecological conditions of their growth in the Arctic Ocean//Science. 1966.—V. 152, N 3725.—P. 1089—1090.
- Meguro H., Ito K., Fukushima H. Ice flora (Bottom type): a mechanism of primary production in Polar seas and the growth of diatoms in sea ice//Arctic.—1967.—V. 20, N 2.
- Melnikov I. A. General features of ecology of the cryopelagic fauna in the Central Arctic ocean//Marine Geology and Oceanography of the Arctic seas. Ed. Herman Y. Springer-Verlag (in press).
- Menzel D. W. Particulate organic carbon in the deep sea/Deep-Sea Res.—1967.—V. 14, N 2.
- Minoda T. Seasonal distribution of copepoda in the Arctic Ocean from June to December 1964//Records Oceanogr. Works Japan.—1967.—V. 9, N 1.
- Mohr J. L. Marine biological work//Geoph. Res. Papers. 63. Scientific Studies at Fletcher's ice Island. T. 3. 1953—1955—1959.—1.—P. 82—103.
- Mohr J. L., Tibbs J. Ecology of ice substrates//Proceedings of the Arctic Basin Symposium, October 1962. Arctic Inst. N. Amer.—1963.—P. 245—249.
- Mosby H. Interaction between the Polar basin and peripheral seas, particularly the Atlantic approach//Proceedings of the Arctic Basin Symposium, October 1962. Arctic Inst. N. Amer.—1963.—P. 109—116.
- Nakawa M., Sinha N. K. Growth rate and salinity profile of first-year sea in the high Arctic/J. glaciol. 1981. 27. N 96.—P. 315—330.
- Nansen F. The oceanography of the North Polar Basin//Norw. N. P. Exp. 1893—1896. Sci. Res.—1902.—V. 3.
- Nansen F. Protozoa on the ice floes of the North Polar sea//Sci. Results Norw. N. Polar Exped.—1906.—5 (16).—P. 1—22.
- Naumann E. Limnologische Terminologie//Abderhaldens Hdb. biol. Arbeit-smeth. Abh. Teil 8.—1931.—P. 1—776.
- Nelson K. H., Thompson T. G. Deposition of salts from sea water by frigid concentration//J. Nar. Res.—1954.—13.—P. 166—182.
- Nultsch W. Über das Bewegungsverhalten der Diatomeen//Plauta—1962.—58.
- O'Neil J. R. Hydrogen and oxygen isotope fractionation between ice and water//J. Phys. Chem.—1968.—V. 72.—P. 3683—3684.
- Owston P. G. The structure of ice-I as determined by X-ray and neutron diffraction analysis//Advan. Phys.—1958.—V. 7.—P. 171—188.
- Paerl H. W., Tilzer M. M., Goldman G. R. Chlorophyll a versus ATP as algal biomass indicators in lakes//J. Phyc. 1976.—V. 12, N 2.—P. 242—246.
- Peckham V. Year-round SCUBA diving in the Antarctic//Polar Rec.—1964.—12, 77.—P. 143—146.
- Petersen G. H. On the analysis of dark fixation in primary production computations//J. Cons. Int. Explor. Mer.—1979.—38.—P. 326—330.
- Pounder E. R. Physics of ice.—Pergamon Press, 1965.
- Pounder E. R., Little E. M. Some properties of sea ice/Canad. J. Phys. Ottawa. 1959. 37 (4).

- Rajendra Babu S., Kumar E. D. M. Raja, Rao P. Prasada, Kumar N. V. Nanda.//Impact of total solar eclipse on some physico-chemical factors and plankton density in a fresh-water pond/Geobios.—1983.—10. N 6.—P. 260—263.
- Ray C. Stalking seals under Antarctic ice//Geogr.—1966.—129.—P. 54—65.
- Reedburgh W. S., Springer-Young M. New measurements of sulfate and chlorinity in natural sea ice//J. Geoph. Res.—1983. C88, N 5.—P. 2959—2966.
- Ringer W. W. Über der Veränderungen in der Zusammensetzung des Meerswassersalzes beim Ausfrieren//Rapports et procesverbaux des réunions. Copenhagen.—1906.—V. 47.
- Rodhe W. Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes?//Verh. Int. Ver. Limnol.—1955.—V. 12.—P. 117—119.
- Saito T., Ono N. Percolation of sea ice, 2. brine drainage channels in young sea ice//Low Temp. Sci., Ser. A.—1980.—39.—P. 127—132.
- Sandström A. E. Фракционирование изотопов молекул воды между жидкой водой и льдом в природе//Arkiv. Fys.—1951.—3.—549 p.
- Sargent J. R. Waxes for survival, (Gr. Brit.): Spectrum, 1976.—N 143.—P. 8—11.
- Sars G. O. Crustacea/The Norwegian North Polar Exped. 1893—1896//Sci. Res. (Ed Nansen F.).—1900.—1.—P. 1—137.
- Semina H. J. The geography phytoplankton diatoms of the Southern ocean//Nova Hedw. Beih.—1979.—64.—P. 341—355.
- Shoemaker C. Amphipoda collected at the Arctic Laboratory, Office of Naval Research, Point Barrow, Alaska by G. E. MacGinitie//Smithsonian Misc. Coll.—1955.—V. 128.—N 1.—P. 1—78.
- Showers W. I., Daniels R. A., Lane D. Marine biology at Palmer Station, 1975 austral winter//Antarctic J.—1977. March/June.—P. 22—25.
- Smith R. C. Optical properties of the Arctic upper waters//Arctic. 1973. V. 26 (4).—P. 63—67.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R. A manual of sea water analysis//Fish. Res. Bd. Can. Bull.—1968.—165.—311 p.
- Ström K. M. Norwegian Mountain Algae//Skr. Norske Vidensk. Akad. I. Oslo.—1926.—6.—P. 1—263.
- Subba Rao D. V., Platt T. Primary production of arctic waters//Polar Biol.—1984.—3, N 4.—P. 191—201.
- Taylor W. R. Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms//Helgol. Wiss. Meeresunters.—1964.—10.—P. 1—4.
- Thomas J. P. Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton//Mar. Biol.—1971.—11.—P. 311—323.
- Unesco-Scor. Monographs on oceanographic methodology. I. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. UNESCO. Paris.—1966.—69 p.
- Untersteiner N. Ice budget of the Arctic ocean/Proceedings of the Arctic Basin Symposium, October 1962. Arctic Inst. N. Amer.—1963.—P. 219—227.
- Untersteiner N. Circulations of temperature regime and heat budget of sea ice in the Central Ocean//J. Geoph. Res. 1964.—69 (22).—P. 4755—4766.
- Untersteiner N. Natural desalination and equilibrium salinity profile of old sea ice//J. Geoph. Res.—1967.—73 (4).—P. 1251—1257.
- Vinje T. E. The drift pattern of sea ice in the Arctic with particular reference to the Atlantic approach//Arctic ocean. Ed. Rey L.—1982.—P. 83—96.
- Wadhams P. Sea-ice topography of the Arctic Ocean in the region 70° W to 25° E.//Phil. Trans. Roy. Soc. London.—1981. A302, N 1464.—P. 45—85.
- Wadhams P. Sea ice thickness distribution in Fram Strait//Nature.—1983.—V. 305, N 5930.—P. 108—111.
- Wakatsuchi M., Ono N. Measurements of salinity and volume of brine excluded from growing sea ice//J. Geoph. Res.—1983.—V. 88, N 5.—P. 2943—2951.
- Weyprecht K. Die Metamorphosen des Polareises//Oest. Ungar. Arkt. Exp. 1872—1874.—1879.
- White A. W. Growth of two facultatively heterotrophic marine centric diatoms//J. Phicol.—1974.—10.—P. 292—300.
- Whitman W. G. Elimination of salt from sea water ice//Am. J. of Sci.—11.—1926.
- Wilce R. T. Heterotrophy in arctic sublittoral seaweeds//Bot. Mar.—1967.—10.—P. 185—197.
- Williams P. J., Le B., Gray R. W. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea: II observations on the responses of heterotrophic marine populations to abrupt increase in amino acid concentration//J. of the Mar. Biol. Acc. of M. U. K.—1970.—V. 50, N 4.
- Wittmann W. I., Schule J. J. Jr. Comments on the mass budget of Arctic pack ice//Informal Report IR N 67—17 Naval oceanographic office. Washington. D. C.—1967.—20390.—P. 1—30.
- Worsley T. R., Herman J. Episodic Ice-Free Arctic Ocean in Pliocene and Pleistocene time: calcareous nannofossil Evidence//Science.—1980.—V. 210, N 4467.—P. 323—325.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Видовой состав фитопланктона и ледовой флоры Северного Ледовитого океана
(по литературным и собственным данным)

Список видов	Наличие в пробах															
	фитопланктона								ледовой флоры							
	Усачев, 1961	Виркетис, 1957	Палибин, 1903	Усачев, 19466	Беляева, 1980	Kawamura, 1967	Bursa, 1961	Horner, Schrader, 1982	Gran, 1904	Усачев, 1949	Horner, Schrader, 1982	Усачев, 1946a	Horner, 1976	Meguro et. al., 1966	Horner, Matheke, 1974	Собственные данные
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1																

Bacillariophyta

Centrophyceae:

Aulacosira *distans* var. *alpigena*

A. granulata

A. islandica

A. italica

Bacterosira fragilis

Biddulphia subaequa

Chaetoceros affinis

C. atlanticus

C. borealis

C. brevis

C. compressus

C. concavicornis

C. constrictus

C. contortus

C. convolutus

C. curvisetus

C. debilis

C. decipiens

C. densus

C. diadema

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>C. dichæta</i>									+							
<i>C. filiformis</i>					+											
<i>C. fragilis</i>					+							+				
<i>C. furcellatus</i>	+			+			+			+		+			+	
<i>C. gracilis</i>				+	+		+	+			+	+	+			
<i>C. karianus</i>	+		+	+				+	+	+	+	+				+
<i>C. lacinosus</i>							+									
<i>C. lorenzianus</i>							+									
<i>C. mitra</i>				+	+	+										
<i>C. perpusillus</i>							+									
<i>C. radians</i>												+				
<i>C. socialis</i>	+		+	+	+	+	+			+		+				
<i>C. teres</i>							+									
<i>C. wighamii</i>			+		+	+					+					
Coscinodiscus centralis	+	+		+		+										
<i>C. sp. aff. crenulatus</i>																+
<i>C. curvatulus</i>	+									+		+				
<i>C. granii</i>							+									
<i>C. kützingii</i> var. <i>glacialis</i>																+
<i>C. oculus-iridis</i>	+		+	+		+	+					+				+
<i>C. radiatus</i>				+										+		
<i>C. stellaris</i>										+	+					
Cyclotella sp.								+								
Denotula confervacea							+									
Eucampia groenlandica			+													
<i>E. zodiacus</i>	+			+			+									
Lauderia annulata				+	+	+										
<i>L. fragilis</i>			+													
<i>L. glacialis</i>			+				+									
Leptocylindrus danicus				+	+			+								
Melosira arctica	+	+		+	+		+		+	+						+
<i>M. juergensii</i>							+									
Odontella aurita					+											+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Paralia sulcata														+		
Rhizosolenia alata							+									
R. hebetata	+					+										
R. hebetata f. hiemalis						+	+									
R. hebetata f. semispina			+			+										
R. styliformis	+	+		+	+	+	+									
Thalassiosira aestivalis							+									
T. angusta-lineata	+		+							+						
T. baltica			+													
T. bioculata	+		+	+	+				+	+			+			
T. bramapatrae var. septentrionalis									+							
T. decipiens	+			+	+		+			+		+				+
T. gravida	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
T. hyalina				+	+								+			
T. nordenskiöldii	+		+	+	+	+	+		+	+		+				+
T. oestrupii										+						
T. rotula							+									
T. subtilis							+									
Pennatophyceae:																
Achnanthes arctica						+										
A. taeniata	+			+	+		+	+								
Amphora angusta var. ventricosa																+
A. crassa																+
A. exigua																+
A. laevis var. laevissima																+
A. laevis var. minuta									+	+						+
A. lineolata																+
A. obtusa																+
A. ocellata											+					
A. ovalis																+
A. ovalis var. gracilis																+
A. ovalis var. pediculus																+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Asterionella formosa</i>				+								+				+
<i>Bacillaria socialis</i>																
<i>Berkeleya rutilans</i>															+	
<i>Brebissonia</i> sp.																+
<i>Caloneis brevis</i>															+	
<i>C. silicula</i> var. <i>ventricosa</i>																+
<i>Cocconeis distans</i>					+											
<i>C. scutellum</i>												+				
<i>Cylindrotheca closterium</i>		+	+		+	+	+	+			+	+	+		+	+
<i>Cymbella</i> sp.																+
<i>Diploneis litoralis</i>												+				+
<i>D. litoralis</i> var. <i>arctica</i>																+
<i>D. litoralis</i> var. <i>clathrata</i>	+								+	+						+
<i>D. ovalis</i>																+
<i>D. ovalis</i> var. <i>oblongella</i>																+
<i>D. smithii</i>	+									+		+			+	
<i>D. subcineta</i>															+	
<i>Entomoneis alata</i>											+					+
<i>E. gigantea</i> var. <i>septentrionalis</i>	+								+	+		+				+
<i>E. kjelmannii</i>	+				+				+	+	+	+				+
<i>E. kjelmannii</i> var. <i>kariana</i>			+							+						+
<i>E. kjelmannii</i> var. <i>striatula</i>																+
<i>E. kjelmannii</i> var. <i>subtilis</i>																+
<i>E. kryophila</i>			+												+	
<i>E. paludosa</i>									+	+		+				+
<i>E. paludosa</i> var. <i>hyperborea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. paludosa</i> var. <i>punctulata</i>									+	+						+
<i>Eunotia</i> sp.											+					+
<i>Fragilariopsis</i> sp.														+		
<i>Fragilaria constricta</i>										+						

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>F. hyalina</i>										+						
<i>F. islandica</i>	+			+		+	+			+						+
<i>F. pinnata</i>																+
<i>F. striatula</i>										+						
<i>Gomphonema exiquum</i>	+				+							+	+			+
<i>G. exiquum</i> var. <i>arctica</i>					+			+	+	+	+			+		+
<i>G. exiquum</i> var. <i>pachyclada</i>								+	+	+						
<i>G. kamschaticum</i>					+			+				+				+
<i>G. kamschaticum</i> var. <i>groenlandicum</i>	+					+		+	+							+
<i>G. septentrionale</i>												+				+
<i>Gyrosigma arcticum</i>																+
<i>G. balticum</i>															+	
<i>G. concilians</i>													+			
<i>G. diaphanum</i>																+
<i>G. fasciola</i>								+			+				+	
<i>G. spenceri</i>															+	
<i>G. tenuissium</i>															+	+
<i>Hantzchia weiprechtii</i>	+								+	±						
<i>Haslea crucigera</i>															+	+
<i>H. crucigeroides</i>												+				
<i>Licmophora</i> sp.					+			+			+					+
<i>L. ehrenbergii</i>															+	
<i>L. hyalina</i>										+						
<i>L. oedipus</i>															+	
<i>L. paradoxa</i> var. <i>crystallina</i>					+											
<i>Navicula albinensis</i>																+
<i>N. algida</i>												+		+		+
<i>N. ammophila</i>												+				
<i>N. bipennata</i>																+
<i>N. bolleana</i>								+			+					
<i>N. cancellata</i>																+

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>N. clementis</i>															+	
<i>N. crystallina</i>																+
<i>N. cryptocephala</i>																+
<i>N. debilissima</i>																+
<i>N. digitoradiata</i>												+				
<i>N. directa</i>	+		+	+		+		+	+	+	+			+	+	+
<i>N. directa</i> var. <i>cuneata</i>																+
<i>N. directa</i> var. <i>genuina</i>												+				+
<i>N. directa</i> var. <i>remota</i>												+				
<i>N. elegans</i>												+				
<i>N. elginensis</i>																+
<i>N. forcipata</i>												+				+
<i>N. forcipata</i> var. <i>densistriata</i>																+
<i>N. frauenfeldtii</i>																+
<i>N. frigida</i>										+		+				
<i>N. gastrum</i>										+						+
<i>N. gastrum</i> var. <i>latiuscula</i>																+
<i>N. gelida</i>	+			+		+				+	+					+
<i>N. glacialis</i>		+														+
<i>N. glacialis</i> var. <i>inaequalis</i>												+				
<i>N. granii</i>	+					+				+		+				
<i>N. grevillei</i>												+				
<i>N. imperfecta</i>												+				
<i>N. insocialis</i> var. <i>laponica</i>																+
<i>N. kariana</i>												+				+
<i>N. kariana</i> var. <i>delersa</i>	+		+						+	+						+
<i>N. kariana</i> var. <i>frigida</i>																+
<i>N. kariana</i> var. <i>genuina</i>																+
<i>N. kepesii</i>									+	+						+
<i>N. kjellmanii</i>								+			+			+		
<i>N. kryokonites</i>						+										

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>N. lineola</i>												+				
<i>N. lineola</i> var. <i>perlepida</i>										+						+
<i>N. litoides</i>								+							+	
<i>N. maculosa</i>								+			+					+
<i>N. marina</i>								+			+		+			
<i>N. membranacea</i>				+		+										
<i>N. northumbrica</i>										+						
<i>N. obtusa</i>												+				
<i>N. pagophila</i>										+						
<i>N. pelagica</i>							+	+			+	+				
<i>N. peregrina</i>												+				+
<i>N. peregrina</i> var. <i>polaris</i>																+
<i>N. pinnata</i>																+
<i>N. punctulata</i>																+
<i>N. punctulata</i> var. <i>pago-</i> <i>phila</i>																+
<i>N. pupula</i>																+
<i>N. pusilla</i>																+
<i>N. pygmaea</i>																+
<i>N. recurvata</i>	+					+			+	+						
<i>N. reichardtii</i>												+				+
<i>N. reichardtii</i> var. <i>tschuk-</i> <i>tschorum</i>																+
<i>N. rhynchocephala</i>												+				
<i>N. rotacana</i>																+
<i>N. septentrionalis</i>			+	+	+	+										
<i>N. sibirica</i>	+					+			+	+			+			
<i>N. solida</i>												+				
<i>N. spicula</i>					+			+			+					+
<i>N. stuxbergii</i> var. <i>cuneata</i>									+	+						
<i>N. subinflata</i>			+	+												
<i>W. superba</i>	+								+	+		+				
<i>N. superba</i> var. <i>elliptica</i>												+				
<i>N. transitans</i>	+				+				+	+	+		+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>N. transitans</i> var. <i>asymetrica</i>																+
<i>N. transitans</i> var. <i>derasa</i>	+				+			+	+	+				+		+
<i>N. transitans</i> var. <i>erosa</i>														+		
<i>N. transitans</i> var. <i>incudiformis</i>						+	+									
<i>N. transitans</i> var. <i>robusta</i>							+									
<i>N. trigonocephala</i>	+						+		+	+	+		+	+		
<i>N. valida</i>	+			+	+	+		+	+	+			+	+		+
<i>N. valida</i> var. <i>minuta</i>						+			+	+	+					
<i>N. valida</i> var. <i>vanhoeffenii</i>				+												+
<i>N. vitrea</i>																+
<i>Nitzschia</i> <i>acicularis</i>			+						+	+						+
<i>N. angularis</i>								+			+					+
<i>N. angularis</i> var. <i>kariana</i>	+															
<i>N. apiculata</i>													+			
<i>N. bilobata</i>															+	
<i>N. brebissonii</i>													+			
<i>N. brebissonii</i> var. <i>borealis</i>			+													
<i>N. cylindrus</i>	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+
<i>N. delicatissima</i>	+				+				+	+		+	+			+
<i>N. distans</i>												+				
<i>N. fragilis</i>																+
<i>N. fraudulenta</i>																+
<i>N. frigida</i>	+		+	+	+			+		+	+	+	+		+	+
<i>N. gelida</i>				+								+				
<i>N. grunowii</i>	+		+	+	+	+			+	+		+	+		+	+
<i>N. laevis</i>	+				+				+	+		+			+	+
<i>N. laevis</i>														+		
<i>N. longissima</i>						+	+									+
<i>N. longissima</i> var. <i>reversa</i>															+	+
<i>N. paradoxa</i>																+
<i>N. polaris</i>			+	+					+	+						+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>N. punctata</i>												+				
<i>N. pungens</i>							+									
<i>N. seriata</i>	+		+	+		+	+			+	+					+
<i>N. sigma</i>						+		+				+				+
<i>N. sigma</i> var. <i>virida</i>										+						
<i>N. sigmoidea</i>								+			+					+
<i>N. subtilis</i> var. <i>glacialis</i>											+					
<i>N. vitrea</i>																+
Pinnularia sp.						+							+			
<i>P. ambigua</i>						+										+
<i>P. leptosoma</i> var. <i>robusta</i>																+
<i>P. quadratarea</i>											+	+		+	+	+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>baltica</i>																+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>biconstricta</i>														+		
<i>P. quadratarea</i> var. <i>borealis</i>																+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>capitata</i>														+		
<i>P. quadratarea</i> var. <i>constricta</i>	+								+	+						+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>fluminensis</i>																+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>genuina</i>																+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>kerquelensis</i>								+			+					
<i>P. quadratarea</i> var. <i>minor</i>																+
<i>P. quadratarea</i> var. <i>stuxbergii</i>	+					+			+	+				+		
<i>P. quadratarea</i> var. <i>thelittii</i>								+			+					
<i>P. semiinflata</i>	+							+	+					+		
<i>P. semiinflata</i> var. <i>decipiens</i>														+		
<i>P. spitzbergensis</i>											+					+
Plagiotropis sp.												+			+	
<i>P. elegans</i>																+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>P. lepidoptera</i>																+
<i>P. longa</i>					+											+
<i>P. antarctica</i> var. <i>poly-plasta</i>						+										
Pleurosigma <i>clevei</i>										+						
<i>P. sp. aff. delicatulum</i>																+
<i>P. elongatum</i>																+
<i>P. longum</i>													+		+	
<i>P. karianum</i>	+									+						
<i>P. kjellmanii</i>	+								+	+						
<i>P. fluxbergii</i>			+	+	+				+	+		+	+	+	+	+
<i>P. fluxbergii</i> var. <i>romboi-des</i>	+									+		+		+		
Rhoicosphenia sp.																+
Stauroneis sp.																+
<i>S. acuta</i>	+															
<i>S. anceps</i>																+
<i>S. quadripedis</i>											+					
<i>S. phoenicenteron</i>																+
Stenoneis <i>inconspicua</i>														+		
Synedra sp.				+	+	+						+			+	
<i>S. crystallina</i>												+				
<i>S. hyperborea</i> var. <i>rostellata</i>	+									+						
<i>S. tabulata</i>										+		+				+
<i>S. tabulata</i> var. <i>affinis</i>																+
<i>S. tabulata</i> var. <i>fasciculata</i>												+				
<i>S. toxoneides</i> var. <i>curvata</i>	+															
Thalassionema <i>nitzschio-des</i>	+				+											
Thalassiotrix sp.								+			+					+
<i>T. frauenfeldii</i>			+		+											
<i>T. longissima</i>			+				+									
Trachyneis <i>aspera</i>												+			+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Dinophyta																
<i>Amphidinium</i> sp.								+		+						
<i>Ceratium arcticum</i>		+	+		+											
<i>Dinophysis arctica</i>								+								
<i>Ebria tripartita</i>				+												
<i>Gyrodinium arcticum</i>							+									
<i>Gymnodinium</i> sp.								+			+					
<i>G. intercalara</i>							+									
<i>Minuscula bipez</i>	+									+						
<i>Protocentrum</i> sp.								+								
<i>Peridiniella catenata</i>				+												
<i>Protoperidinium</i> sp.					+								+			+
<i>P. achromaticum</i>	+															
<i>P. crassipes</i>	+															
<i>P. depressum</i>		+	+													
<i>P. groenlandicum</i>								+			+					
<i>P. islandicum</i>	+															
<i>P. monocanthum</i>				+												
<i>P. ovatum</i>			+	+												
<i>P. pallidum</i>				+												
<i>P. pellucidum</i>	+			+						+						
Silicoflagellatae																
<i>Dictyocha speculum</i>																+
<i>D. speculum</i> var. <i>octona-</i> <i>rius</i>										+						
<i>D. speculum</i> var. <i>septena-</i> <i>rius</i>	+				+					+						
<i>D. speculum</i> var. <i>regula-</i> <i>ris</i>			+	+	+											
Flagellatae																
<i>Chroomonas</i> sp.												+	+			
<i>Cryptomonas</i> sp.											+				+	
<i>Dinema litorale</i>																
<i>Dinematomonas litorale</i>								+				+				
<i>Dinobryon balticum</i>			+													
<i>Emiliania huxleyi</i>							+									
<i>E. nigra</i>							+									
<i>Euglena</i> sp.								+								

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Eutreptiella sp.								+			+					
E. braarudii													+			
Lohmanosphaera sp.							+									
Monosida sp.							+									
Phaeocystis pouchetii			+													
Platymonas sp.								+			+		+			
Pontosphaera ditrematolitha							+									
Salpingoeca natans							+									
Scyphosphaera sp.							+									
Syracosphaera sp.							+									
Urtreptiella sp.											+					
Urceolus sp.													+			

Chlorophyta

Ancylonema nordenskioeldii																+
Chlamydomonas sp. aff. atactogama																+
C. globosa																+
C. nivalis																+
C. snowiae																+
C. sp.																+
Chlorella sp. aff. mirabilis																+
C. sp.																+
Chlorhormidium subtile																+
Chlorosphaera sp.																+
Cryocystis brevispina																+
Groenlandiella nivalis																+
Koliella chodatii																+
K. sp. aff. transsylvanica																+
K. viretii																+
Pleurococcus vulgaris																+
Scotiella sp. aff. nivalis																+
Thrachelomonas sp.																+
Trochiscia americana																+
T. cryophilla																+

Видовой состав и вертикальное распределение криоинтерстициальной флоры
в толще многолетнего льда

А. Данные наблюдений на СП-23 в 1977—1978 гг.

1	18.09.77 <i>h</i> =211 см 83°28' с. ш. 151°56' в. д.							13.10.77 <i>h</i> =206 см 83°38' с. ш. 149°38' в. д.							13.04.78 <i>h</i> =279 см 88°19' с. ш. 144°02' в. д.						
	Горизонты, см																				
	0-30	30-60	60-90	90-120	120-150	150-180	180-210	0-30	30-60	60-90	90-120	120-150	150-180	180-206	0-30	30-60	60-90	150-180	180-210	210-240	240-279
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Bacillariophyta																					
Pennatophyceae:																					
Diploneis litoralis				+	+				+	+	+			+				+			
D. litoralis var. clathrata	+			+		+				+											
Gomphonema kamtschaticum var. groenlandicum											+										
Gomphonema sp.		+																			
Entomoneis gigantea var. septentrionalis	+																				
Navicula albinensis							+														
N. directa			+	+	+		+		+	+	+										

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>N. forcipata</i>				+																	
<i>N. glacialis</i>						+	+				+						+				
<i>N. kariana</i>	+	+	+		+	+	+			+	+	+					+		+		
<i>N. peregrina</i>	+																				
<i>N. pinnata</i>						+					+				+				+		
<i>N. punctulata</i>	+	+	+			+					+										
<i>N. valida</i>	+			+	+	+	+				+				+				+		
<i>N. vanhoeffenii</i>				+	+	+	+				+										
<i>Nitzschina fragilis</i>			+				+			+											
<i>N. polaris</i>	+	+	+	+	+	+					+				+		+	+			
<i>Pinnularia quadratarea</i>						+									+				+		
<i>Plagiotropis</i> sp.			+																		
Centrophyceae:																					
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>															+						
<i>Thalassiosira</i> sp.		+			+	+					+								+		
Chlorophyta																					
<i>Ancylonema nordenskiöldii</i>	+	+	+					+	+		+				+	+	+				
<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	+	+	+	+			+	+	+					+	+	+	+			
<i>Cryocystis brevispina</i>	+	+						+	+						+	+	+	+			
<i>Trochiscia americana</i>	+	+	+					+	+		+				+	+		+			
<i>T. cryophila</i>	+	+						+	+						+	+					

Б. Данные наблюдений на СП-22 в 1980—1981 гг.

Д. Данные наблюдения на СП-22 в 1980—1981 гг.

Таксон	11.03.80 <i>h</i> =350 см 78°17' с. ш. 153°35' в. д.			18.04.80 <i>h</i> =339 см 78°35' с. ш. 151°52' в. д.						8.04.81 <i>h</i> =257 см 85°06' с. ш. 157°59' в. д.							
	Горизонты, см																
	0—40	280—320	320—350	0—30	180—210	210—240	240—270	270—300	300—339	0—30	30—60	60—90	90—120	120—150	150—180	180—210	210—257
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Bacillariophyta																	
Pennatophyceae:																	
Amphora laevis var. laevis			+	+		+											
A. laevis var. minuta			+			+											
A. lineolata		+	+			+		+	+				+	+	+		
Bacillaria socialis						+											
Brebissonia sp.								+				+			+		
Cylindrotheca closterium			+														
Caloneis silicula var. ventricosa								+									
Entomoneis alata						+											
E. gigantea var. septentrionalis		+	+						+			+		+	+	+	+
E. kjelmannii		+			+	+			+			+		+	+	+	+
E. kjelmannii var. kariana						+											

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>E. kjelmannii</i> var. <i>striatula</i>						+											
<i>E. kjelmannii</i> var. <i>subtilis</i>						+			+								+
<i>E. paludosa</i>			+			+											+
<i>E. paludosa</i> var. <i>hyperborea</i>		+															
<i>E. paludosa</i> var. <i>punctulata</i>						+											
<i>Navicula crystallina</i>		+							+								
<i>N. densestriata</i>		+				+											
<i>N. directa</i>		+	+			+			+			+		+		+	+
<i>N. directa</i> var. <i>cuneata</i>			+			+											+
<i>N. forcipata</i>		+	+						+								
<i>N. forcipata</i> var. <i>densestriata</i>		+	+			+						+					+
<i>N. frauenfeldtii</i>			+														
<i>N. gastrum</i>		+	+														
<i>N. gelida</i>		+	+			+			+								+
<i>N. glacialis</i>		+	+			+	+							+	+		+
<i>N. kariana</i>		+	+		+	+	+	+	+			+		+	+	+	+
<i>N. kariana</i> var. <i>genuina</i>		+										+				+	
<i>N. kariana</i> var. <i>frigida</i>		+										+					

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>N. kariana</i> var. <i>detersa</i>		+	+			+											
<i>N. kepesii</i>			+														
<i>N. lineola</i> var. <i>perlepida</i>						+											
<i>N. maculosa</i>		+	+														
<i>N. peregrina</i>		+	+			+			+								
<i>N. peregrina</i> var. <i>polaris</i>			+														
<i>N. peregrina</i> var. <i>meniscus</i>			+														
<i>N. pinnata</i>		+															
<i>N. punctulata</i>		+	+														
<i>N. punctulata</i> var. <i>pagophila</i>		+	+			+											
<i>N. pygmaea</i>			+														
<i>N. reichardtii</i> var. <i>tschuktschorum</i>		+	+			+											
<i>N. rotaeana</i>						+											+
<i>N. siofokensis</i>			+														
<i>N. spicula</i>		+	+			+											
<i>N. transitans</i>			+			+			+							+	+
<i>N. valida</i>		+	+			+	+	+	+							+	+
<i>N. vanhoeffenii</i>						+										+	+

[illegible]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Pleurosigma</i> sp. aff. <i>delicatum</i>			+														
<i>Rhoicosphenia</i> sp.						+											
<i>Stauroneis anceps</i>						+											
<i>Stenoneis</i> sp.			+														
<i>Synedra tabulata</i> var. <i>affinis</i>						+											
<i>Plagiotropis elegans</i>									+								
<i>P. lepidoptera</i>						+											
Centrophyceae:																	
<i>Coscinodiscus</i> sp. aff. <i>crenulatus</i>			+									+					
<i>C. kutzingii</i> var. <i>glacialis</i>			+														
<i>Cyclotella</i> sp.		+				+											
<i>Melosira arctica</i>					+			+									
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>		+	+			+			+					+	+		+
Chlorophyta																	
<i>Ancylonema nordenskiöldii</i>	+		+							+	+	+	+	+			
<i>Chlamydomonas</i> sp.	+		+							+	+	+		+			
<i>Cryocystis brevispina</i>	+		+							+	+	+		+			
<i>Trochiscia americana</i>	+		+	+						+	+						
<i>T. cryophila</i>	+		+							+	+	+		+	+		

СОДЕРЖАНИЕ

С

Предисловие	7
ГЛАВА 1. ВВОДНАЯ	8
1.1. История исследования	8
1.2. Материал и методические основы исследования	11
1.3. Терминологические замечания и некоторые сокращения	16
ГЛАВА 2. ПРОШЛОЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ АРКТИЧЕСКОГО МОРСКОГО ЛЕДОВОГО ПОКРОВА	18
2.1. Геологический возраст	18
2.2. Климатические особенности акваторий, занятых морскими льдами	20
2.3. Пространственно-временные характеристики современного арктического морского покрова	21
2.4. Гидрологическая и гидрохимическая характеристики вод, контактирую- щих с ледовым покровом	31
Выводы	35
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКОГО АРКТИЧЕСКОГО ЛЬДА КАК БИОТОПА	35
3.1. Абиотические факторы	36
3.2. Физическая структура	41
3.2.1. Формирование твердой и жидкой фаз	41
3.2.2. Жидкая фаза	45
3.3. Химический состав	51
3.3.1. Соленость	51
3.3.2. Ионный состав	55
3.3.3. Биогенные элементы	58
3.3.4. Органическое вещество	60
3.3.5. Микроэлементы	62
3.3.6. Изотопы воды	64
Выводы	67
ГЛАВА 4. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗА	68
4.1. Фитоценоз	69
4.1.1. Фитопланктон	69
4.1.2. Ледовая флора	72
4.1.2.1. Криопелагическая флора	72
4.1.2.2. Кривоинтерстициальная флора	81
4.1.2.3. Кривоэпонтическая флора	86
4.1.3. Общая характеристика ледового фитоценоза	90
4.2. Зооценоз	93
4.2.1. Зоопланктон	93
4.2.2. Ледовая фауна	96
4.2.2.1. Криопелагическая фауна	96
4.2.2.2. Кривоинтерстициальная фауна	113
4.2.3. Общая характеристика ледового зооценоза	118
Выводы	119
ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОСИСТЕМЫ	120
5.1. Экологическая структура	121
5.2. Стабильность экосистемы	126
5.2.1. Устойчивость вертикальной структуры	126
5.2.2. Устойчивость в масштабах бассейна	129
5.3. Годовой цикл развития сообществ	131
5.3.1. Летняя стадия	131
5.3.2. Зимняя стадия	146
5.4. Поток веществ и трофические связи в экосистеме	151
Выводы	156
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	157
ЛИТЕРАТУРА	159
ПРИЛОЖЕНИЕ	171

CONTENTS

	C.
Preface	7
CHAPTER 1. INTRODUCTORY	8
1.1. Historical review	8
1.2. Material and methods	11
1.3. Terminological remarks and some abbreviations	16
CHAPTER 2. PAST AND RECENT EXISTENCE OF THE ARCTIC SEA ICE COVER	18
2.1. Geological age	18
2.2. Climatic peculiarities of regions occupied by the sea ice	20
2.3. Spatio-temporal parameters of the recent arctic sea ice cover	21
2.4. Hydrological and hydrochemical characteristics of water contacted with the sea ice cover	31
Review of the chapter	35
CHAPTER 3. CHARACTERISTIC OF THE ARCTIC SEA ICE AS A BIOTOP	35
3.1. Abiotic factors	36
3.2. Physical structure	41
3.2.1. Formation of crystallic and liquid phases	41
3.2.2. Liquid phase	45
3.3. Chemical composition	51
3.3.1. Salinity	51
3.3.2. Ions content	55
3.3.3. Biogenous elements	58
3.3.4. Organic substances	60
3.3.5. Microelements	62
3.3.6. Isotopic content	64
Review of the chapter	67
CHAPTER 4. CHARACTERISTIC OF THE SEA ICE BIOCOENOSES	68
4.1. Phytocoenose	69
4.1.1. Phytoplankton	69
4.1.2. Sea ice flora	72
4.1.2.1. Cryopelagic flora	72
4.1.2.2. Cryointerstitial flora	81
4.1.2.3. Cryoeponitic flora	86
4.1.3. Common description of the sea ice phytocoenose	90
4.2. Zoocoenose	93
4.2.1. Zooplankton	93
4.2.2. Sea ice fauna	96
4.2.2.1. Cryopelagic fauna	96
4.2.2.2. Cryointerstitial fauna	113
4.2.3. Common description of the sea ice zoocoenose	118
Review of the chapter	119
CHAPTER 5. FUNCTIONAL PECULIARITIES OF THE SEA ICE ECOSYSTEM	120
5.1. Ecological structure	121
5.2. Homeostasis of the ecosystem	126
5.2.1. Stability of the vertical structure	126
5.2.2. Stability within ocean scale	129
5.3. Annual cycle in evolution of the sea ice communities	131
5.3.1. Summer stage	131
5.3.2. Winter stage	146
5.4. Nutrients flux and trophic relations within sea ice ecosystem	151
Review of the chapter	156
CONCLUSIONS	157
LIST OF REFERENCES	159
APPENDIX	171

Зав. редакцией Т. Г. Таривердиева
Редакторы: Н. С. Беликова, Е. П. Яковлева
Технический редактор И. В. Дубакина
Корректор Н. Г. Зайцева

Л—11562 Подписано в печать 23.01.90
Объем 12,0 п. л. 22,03 уч.-изд. л. Заказ 2344

Формат 70×108¹/₁₆
Тираж 500.

Опытно-полиграфическое предприятие ЦНИИТЭИлегпрома,
117335, Москва, ул. Вавилова, 69

4 руб. 40 коп.