

- Wille N. Sur quelques algues des nieges antarctiques, Deuxieme Exp. Antarctique Française. — Soc. Nat. Doc. Sci., 1912.
- Wille N. Süswasser-algen von der deutschen Südpolar-Expedition auf dem Schiff "Gauss". — In: Deutsche Südpolar Expedition 1901–1903, 1924, Bd. 8.
- Wittrock V.B. Über die Schnee- und Eisflora, besonders in den arktischen Gegenden. — In: A.E. Nordenskiöld, Studier och Forskningar Föranledda af Mina Resor i Höga Norden. Stockholm, 1883.
- Wrangel F.A. Förklaring i afseende på de af Herrar Agardh och Fries, rörande Afhandlingar om Byssus Jolithus L. — anförde Anmärkingar. — Kgl. vetensk. Akad. handl. (Stockholm), 1823. Bd. 1

УДК 577.472:577.4:551.467

ЭКОСИСТЕМА АРКТИЧЕСКОГО ДРЕЙФУЮЩЕГО ЛЬДА

И. А. МЕЛЬНИКОВ

Снежно-ледяной покров Центрального Арктического бассейна представляет собой сложный физико-химический и биологический комплекс. Для него характерна пространственно-временная изменчивость его толщи, а также верхней и нижней (морской) поверхностей, которая обуславливается постоянно меняющимися условиями среды, в первую очередь температурой воздуха. Даже в одном и том же месте, но в разное время он настолько различен по своим физико-химическим характеристикам, что представляет собой совершенно различные физические тела [Гайцхоки, Спицын, 1970]. При этом на всех стадиях сукцессии снежно-ледяного покрова сохраняется неизменным состав населяющих его организмов.

На все изменения температуры воздуха лед реагирует изменением своей толщины: с понижением температуры возрастает скорость ее нарастания, с повышением — растет скорость ледотаяния [Грищенко, 1980]. Благодаря этому поддерживается постоянство температуры поверхностных арктических вод [Русанов, 1980]. Таким образом, снежно-ледяной покров в Арктическом бассейне можно рассматривать как термоизолирующий слой, предохраняющий океан от вымораживания. Сезонный температурный градиент поверхностных арктических вод не превышает $0,2^{\circ}\text{C}$, в то время как в толще многолетнего льда он достигает значительных величин — $30\text{--}40^{\circ}\text{C}$ [Гайцхоки, Спицын, 1970].

По мере роста льда в его кристаллическую структуру включаются все органические и минеральные компоненты, растворенные и взвешенные в морской воде, из которой он образуется. Перенос этих веществ в результате дрейфа льда из одного района в другой в пределах бассейна создает при ледотаянии дополнительный источник питания для пелагических организмов [Мельников, Павлов,

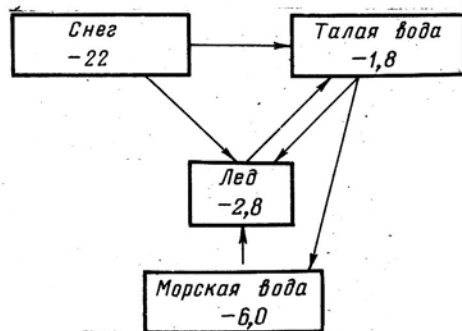


Рис. 1. Содержание D_2O в жидкой и твердой фазах снежно-ледяного покрова в Центральном Арктическом бассейне

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

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

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

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

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

СНЕЖНО-ЛЕДЯНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ КАК КРИОБИОТОП

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

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

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

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

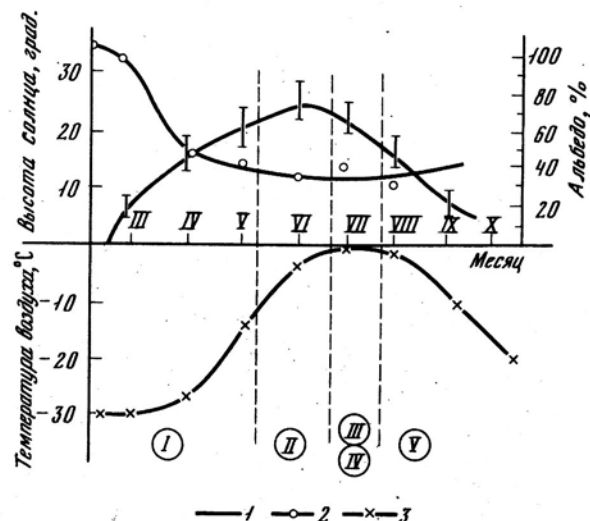


Рис. 2. Метеоусловия летом 1975 г. в районе дрейфа СП-22
1 - высота солнца; 2 - альбедо; 3 - температура воздуха. Пунктирные: линии - условные границы между периодами развития снежно-ледяного покрова

расходов на обмен, частично расходуется и на нагрев окружающей среды, способствуя образованию талой воды. Вероятно, именно этот процесс является причиной того, что уже во втором периоде, когда температура воздуха еще отрицательная, под коркой снежного пласта можно встретить мокрый снег.

Количественно оценить мощность процесса вегетации снежной флоры пока не представлялось возможным. Удалось лишь установить, что численность клеток *Ch. nivalis* в период снеготаяния составляет около 400 на один литр талой воды. Максимальное развитие этой водоросли наблюдается в талой воде снежниц, где численность ее клеток достигала 2-3 тыс./л.

Интересно отметить, что температура талой воды 0°C является оптимальной для этого вида водорослей [Huber-Pestalozzi, 1926]. В Арктике жизненный оптимум у *Ch. nivalis* совпадает с максимальной температурой среды (температура в талой воде снежниц не превышает 0,5°C). С увеличением температуры клетки этого вида погибают. Таким образом, температурный интервал, в котором вегетируют клетки *Ch. nivalis*, очень узок (не более 1°C), и этот вид можно определить как stenothermный. (Следует при этом помнить, что зимой, когда температурный градиент на поверхности снежно-ледяного покрова достигает максимальных значений 30-40°C, клетки находятся в анабиотическом состоянии).

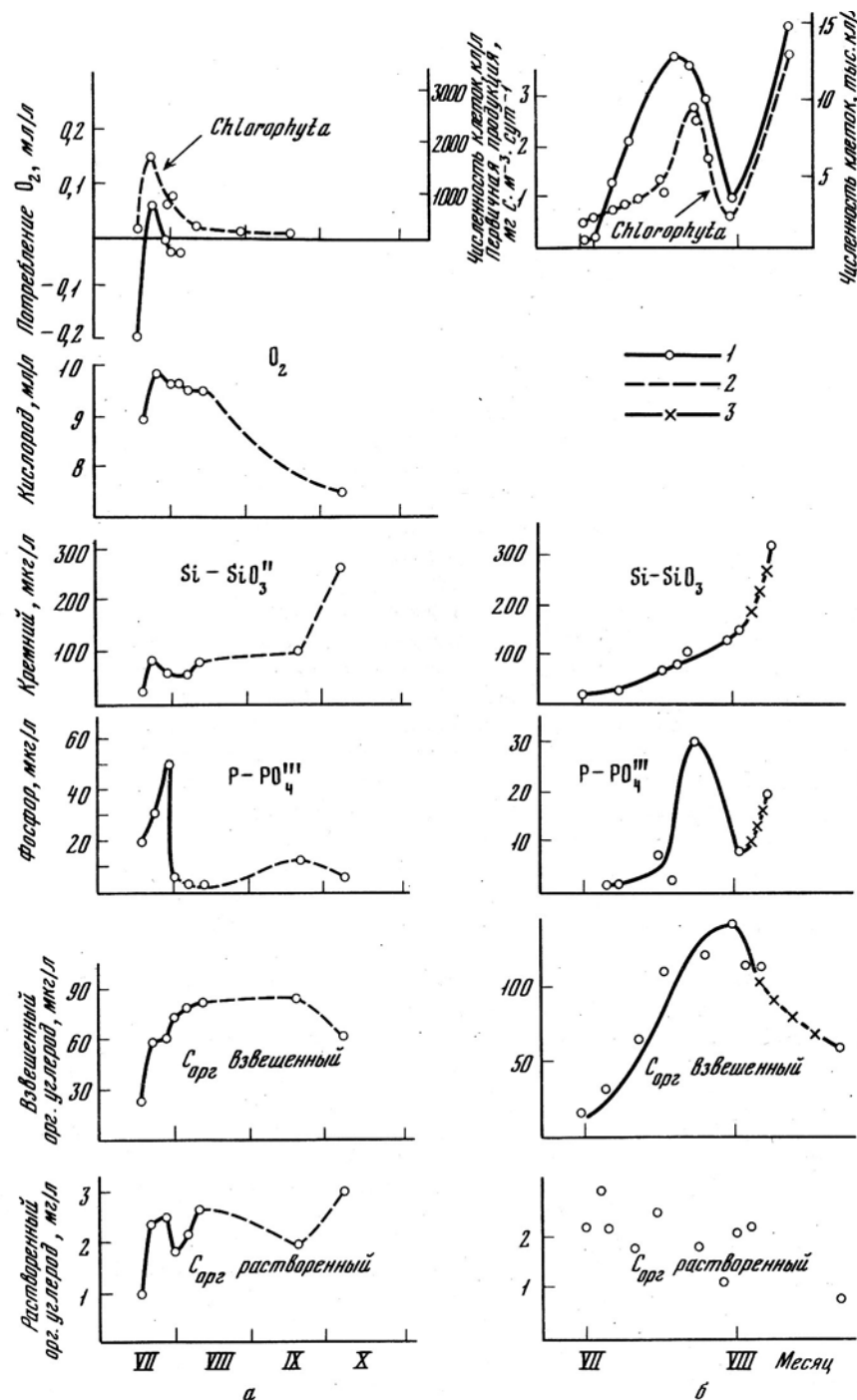
Начало активного таяния (третий-четвертый периоды) приводит

к обнажению ледяного покрова. В это время в трещинах и кавернах - образованиях, формирующих микрорельеф верхней поверхности льда [Грищенко, 1980], развиваются водоросли, образующие три группы снежной флоры: "розовый снег", "фиолетовый снег" и "красный снег" [по шкале цветов - Kol, 1968]. В первую группу входят *Cryocystis brevispina*, *Groenlandiella nivalis*, *Trochiscia americana*; во вторую - *Pleurococcus vulgaris* (доминант), *T. americana*; в третью - *Chlamidomonas nivalis* (доминант), *Scotiella (nivalis?)*, *Chlorosphaera sp.*, *Koliella (transsylvanica?)*, *K. chodatii*, *K. vi-retii*.

Оценить продукцию этих водорослей также не удалось. Можно лишь заметить, что, поскольку развитый микрорельеф ледовой поверхности занимает практически всю оставшуюся от снежниц площадь, т.е. более 70-80%, ассимиляция органического вещества этой группой водорослей в рассматриваемом биотопе может дать большой вклад в первичную продукцию всей поверхности тающих льдов.

В этот период происходит интенсивное формирование снежниц. Наблюдения за фотосинтезом в них, проводившиеся на СП-22 и СП-23, позволили выявить три вида водорослей, вегетирующих в талой воде: *Ancylonema sp.* (возможно, *A. nordenskioldii*), *Chlamidomonas nivalis* и *Chlorella sp.* Систематическую принадлежность третьего вида более точно установить не удалось. Это были зеленые одиночные и колониальные (в виде грозди) клетки хлореллино-го типа. Контрольное культивирование талой воды, взятой из снежниц летом 1977 г. на СП-23, на питательной среде Гольдберга in vitro [Ланская, 1971] показало, что в культурах растут клетки рода *Chlorella*, похожие по размерам и форме на клетки, развивающиеся в снежнице. Кроме того, в культурах были обнаружены плотные колонии *Stigonema ocellatum f. panniforme* (Cyanophyta) и мелкие подвижные жгутиковые, возможно, зооспоры развивающейся в культуре хлореллы. *S. ocellatum f. panniforme* и подвижные жгутиконосоцы в талой воде снежниц не обнаружены.

Максимальная величина первичной продукции в снежницах на СП-22 составляла 0,2 мг $C \cdot m^{-3} \cdot сут^{-1}$ (определена по дыханию кислородным методом), а на СП-23 - 2,8 мг $C \cdot m^{-3} \cdot сут^{-1}$ (по C^{14}). Численность клеток *Ancylonema sp.* и *Ch. nivalis* в теплое лето 1977 г. превышало 10 тысяч на литр (в период максимального развития), а в холодное лето 1975 г. - не более 3 тысяч на литр (рис. 3). Обращает на себя внимание сезонный ход изменения величин концентрации биогенных элементов (кремния и фосфора). В обоих случаях максимум концентрации минерального фосфора соответствует максимуму первичной продукции. Тенденция роста концентрации кремниевой кислоты вызвана поступлением этого элемента в воду снежницы в результате таяния верхней поверхности льда. Заметного потребления кремния при фотосинтезе не наблюдается. Это вызвано, видимо, тем, что в талой воде не развиваются диатомовые водоросли - основные потребители этого эле-



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

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

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

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

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

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

покрывается тонким слоем льда и снега, солнечная радиация еще проникает сквозь него и процессы жизнедеятельности водорослей сохраняются некоторое время (см. рис. 3, а).

В теплое лето 1977 г. (см. рис. 3, б), 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. В этот период интенсивного таяния снежно-ледяной поверхности (третий и четвертый периоды) происходит сток талых вод под лед. С экологической точки зрения это явление примечательно тем, что вместе с талой водой под лед поступают органические вещества, синтезированные на поверхности снежной флорой, а также клетки последней. Наблюдениями установлено [Мельников, 1979], что в распресненном слое у льда в этот период встречаются клетки *Ancylonema* sp. и *Ch. nivalis*. После замерзания пресной воды подо льдом клетки оказывались включенными в его структуру. Молодой пресный лед затем частично разрушался, но часть его сохранялась на поверхности старого и при дальнейшем зимнем ледообразовании оказывалась в виде тонкой прослойки, включенной в структуру старого льда. Этот факт указывает на один из возможных путей расселения снежной флоры в пределах ледяной поверхности в Центральном Арктическом бассейне. Действительно, с ростом льда этот слой с клетками (спорами?) постепенно будет "подниматься", и время его выхода наверх будет зависеть как от толщины самого льда, так и от интенсивности процессов таяния его верхней поверхности. Выход этого слоя на поверхность может дать начало новой генерации клеток в следующие сезоны.

Таким образом, вегетация на снежно-ледяной поверхности начинается задолго до начала таяния снега при отрицательных температурах воздуха (минус 10–15°C). В этот период вегетирует только *Ch. nivalis*, развитие которого способствует более интенсивному таянию снега. Во втором периоде фотосинтез проходит на всей поверхности – в мокром снегу, кавернах и трещинах на льду. Вегетируют главным образом зеленые водоросли. В талой воде снежниц (третий период) фотосинтез идет с участием трех видов: *Ancylonema* sp., *Ch. nivalis* и *Chlorella* sp. Первичная продукция составляет 0,2–3 мг С·м⁻³·сут⁻¹ и зависит от погодных особенностей сезона. Вегетация проходит до наступления похолодания (четвертый и пятый периоды) и с понижением температуры воздуха прекращается. Вегетационный период в этом криобиотопе длится около четырех месяцев.

БИОТОП ТОЛЩИ ЛЬДА

Лед, образовавшийся из морской воды, представляет собой трехфазную систему и содержит твердую фазу (кристаллы льда), жидкую (солевую) и газообразную (воздушные включения). В зависимости от условий образования во льду проявляются слои и прослой-

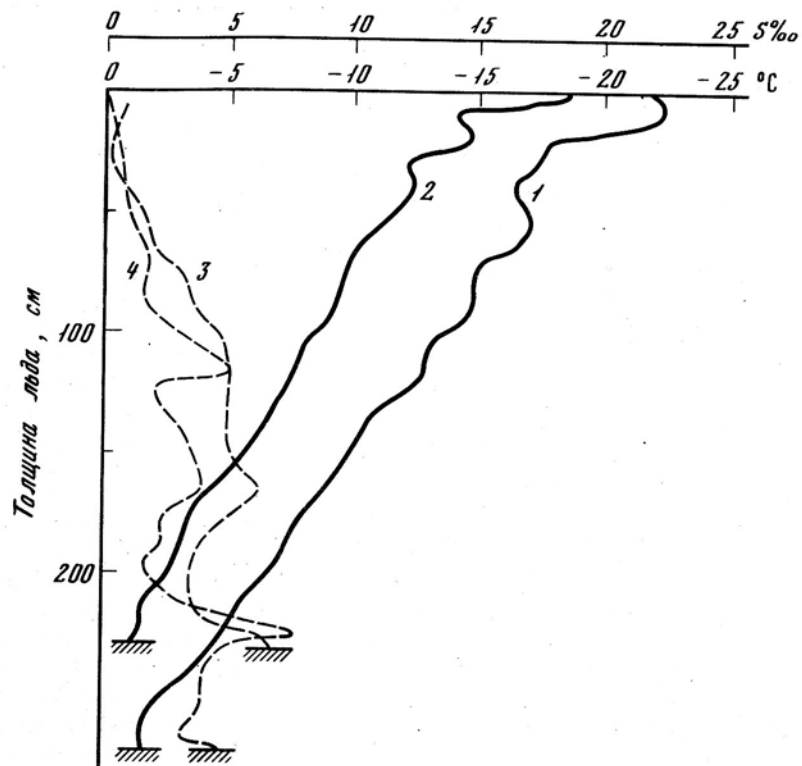


Рис. 4. Распределение температуры и солености в толще многолетнего льда (весна 1978 г., СП-23)

Сплошная линия — температура; пунктирная — соленость. Кривые 1 и 4 соответствуют пробе, взятой 19.04.78 г.; 2 и 3 — 27.04.78 г.; расстояние между взятыми пробами — 2 м

ки, определяющие в совокупности свойства ледяного покрова. Постоянно меняющиеся факторы среды отражаются на изменчивости состава и свойств льда. Его свойства неоднородны в пространстве и времени. Даже в одном и том же месте характеристики льда дискретны как по вертикальной, так и по горизонтальной составляющей. На рис. 4 приведены данные по распределению температуры и солености в толще многолетнего льда, полученные в апреле 1978 г. на СП-23 в точках, отстоящих друг от друга на расстоянии 2 м. Проба 2 взята через 10 дней после первой.

Изменчивость свойств льда особенно заметна во время его роста и таяния. В период зимнего нарастания происходит постепенное перераспределение солей (стеканию рассола препятствуют непрерывное намерзание льда снизу и закупоривание канальцев, содержащих

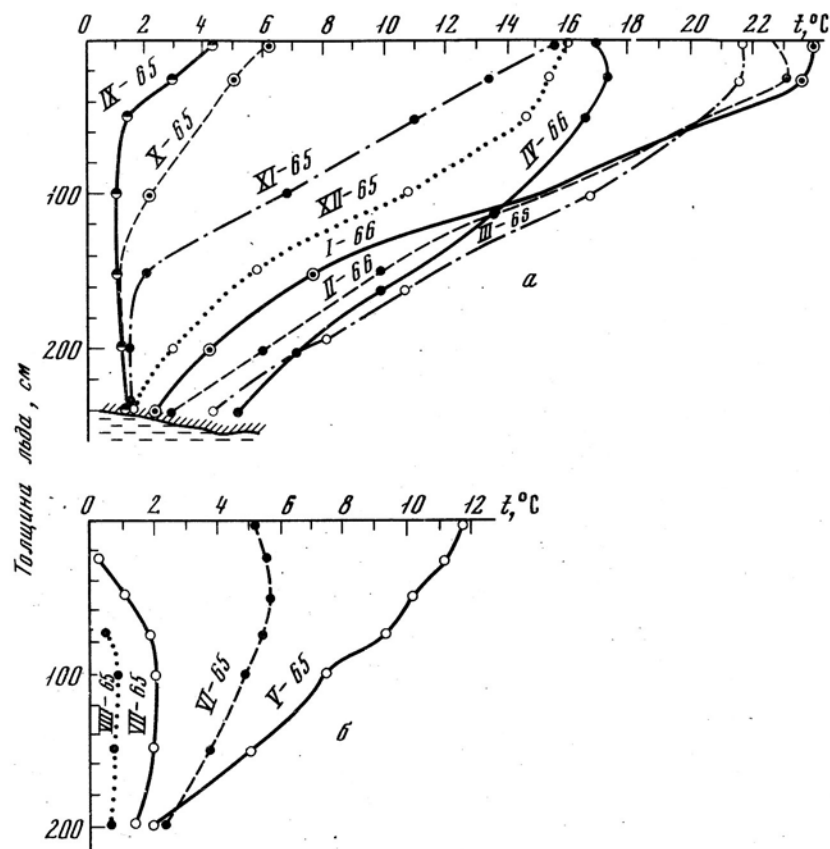


Рис. 5. Распределение температуры в толще ледяного покрова [по Гайцхоки, Спицын, 1970]

а - осенне-зимний период; б - весенне-летний период

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

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

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

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

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

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

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

их численность в воде [Буйницкий, 1973]. Концентрация хлорофилла здесь также значительно выше — 120 мкг/л, что на три порядка больше, чем в воде подо льдом [Meguro et al., 1967]. На основании анализа многочисленных литературных данных Цуриков и Ведерников [1978] придают большое значение продукции ледовых диатомей в первичной продукции арктических и антарктических бассейнов.

Цитированные литературные данные были получены на материале, собранном в основном на мелководье в условиях неподвижного ледяного субстрата, развитие водорослей в котором отличается от их развития в дрейфующем льду.

В районах образования припайного льда (шельф северных морей, антарктический шельф) лето значительно теплее, чем в высоких полярных широтах, поэтому здесь первый и второй периоды развития льда проходят более интенсивно, что способствует более активному размножению ледовых диатомовых. Интенсивная вегетация водорослей в толще льда приводит к ослаблению физических связей в его кристаллической структуре. Эта особенность развития диатомовых, приводящая к разрушению льда и "выходу" клеток в воду, была отмечена в Арктике [Палибин, 1925; Шишов, 1935; Богоров, 1939] и в Антарктике [Буйницкий, 1968]. Мегуро на основе своих наблюдений за ледовой флорой на антарктическом [Meguro, 1962] и арктическом [Meguro et al., 1966] шельфах предположил, что вегетация в толще льда определяется теми же видами водорослей, которые вегетируют в воде подо льдом. Это дало ему основание называть лед, содержащий клетки диатомовых, "планктонным льдом".

Таким образом, пребывание водорослей в толще льда в прибрежных зонах циклично и их развитие имеет ту же особенность, что и развитие пресноводного планктона [Зернов, 1928]: для обоих ледовых сообществ характерна зависимость их состава от состава бентосных и планктонных фитоценозов. Для арктического дрейфующего льда характерно одновременное существование автохтонной и аллохтонной флоры. Первая представлена обитающими во льду клетками Chlorophyta, вторая — планктонными диатомеями. В их распределении в толще льда наблюдается вертикальная зональность. Особенности распределения зависят от действия различных факторов и условий образования льда, но в общих чертах сводятся к следующему.

Фитопланктон и флора, развивающаяся на ледовой поверхности, при образовании и дальнейшем нарастании льда попадают в его кристаллическую структуру. Это самый обычный механизм включения клеток аллохтонной флоры в арктический лед [Цуриков, 1980]. Поскольку максимальная скорость ледообразования наблюдается зимой, а минимальная летом [Грищенко, 1980], флора, оказавшаяся включенной в толщу льда полярной ночью, будет располагаться выше от границы раздела вода-лед, чем флора, вмержающаяся весной или ранним летом. Положение зимнего слоя диатомовых будет зависеть

от того, где и как происходит процесс ледообразования: на открытой воде или подо льдом, прошедшим одну или несколько стадий развития. В первом случае скорость формирования льда максимальна (за зиму образуется лед толщиной 1,5–2 м), и слой диатомовых, включенный в кристаллическую структуру осенью или в начале зимы, окажется у самой поверхности. Во втором — скорость нарастания льда ниже: под 2-метровым льдом за зиму нарастает 69 см льда [Мельников, 1979], и диатомовый пласт будет находиться значительно глубже, в слоях, где температура существенно выше, чем у поверхности льда (см. рис. 5). В обоих случаях те клетки, которые оказываются в слоях, расположенных близко к морской поверхности, сохраняют способность к делению, что подтверждается вышеприведенными результатами культивирования водорослей, и, наоборот, диатомовая флора, попадающая в зону действия низких температур, погибает.

Автохтонная флора — зеленые водоросли — постоянные обитатели льда. Их расселение по вертикали происходит сверху вниз. Механизм этого процесса пока не совсем ясен, однако, вероятнее всего, он проходит таким образом.

С повышением температуры (первый период) таяние постепенно охватывает верхние горизонты. Анализ текстур летнего льда позволил выявить множество каверн и мелких пор, заполненных талой водой. В этой внутрикристаллической воде развиваются зеленые водоросли, которые вместе с рассоловыми ячейками [Цуриков, 1976] при интенсификации процесса ледотаяния мигрируют вниз и заселяют, таким образом, нижние горизонты. Такой механизм расселения этой группы водорослей по вертикали характерен для летнего периода; зимой (третий и четвертый периоды) этот процесс прекращается.

Здесь уместно сказать об адаптации этой группы водорослей к низким температурам. Известно, что многие Chlorophyta образуют покоящиеся стадии при наступлении неблагоприятных условий, а улотриксковые водоросли с понижением температуры начинают накапливать запасные вещества (жиры, крахмал). Вполне возможно, что с наступлением похолодания выявленные нами виды зеленых водорослей образуют покоящиеся споры или накапливают запасные вещества и таким образом переносят условия полярной ночи. Контрольное культивирование этой группы водорослей из проб весеннего льда [Мельников, 1978] показало, что все виды Chlorophyta, развивавшиеся в летнем льду, сохранили способность к делению после того, как лед прошел зимнюю стадию развития.

Пути расселения автохтонной и аллохтонной флоры в толще льда направлены навстречу друг другу. Так, если диатомовый слой, включенный в структуру льда, будет постепенно подниматься снизу вверх, то слой зеленых водорослей будет двигаться ему навстречу, сверху вниз. Зная направление переноса льда в Арктическом бассейне и скорости процессов его таяния и образования, можно рассчитать время выхода диатомового слоя на поверхность в соответствующей географической зоне.

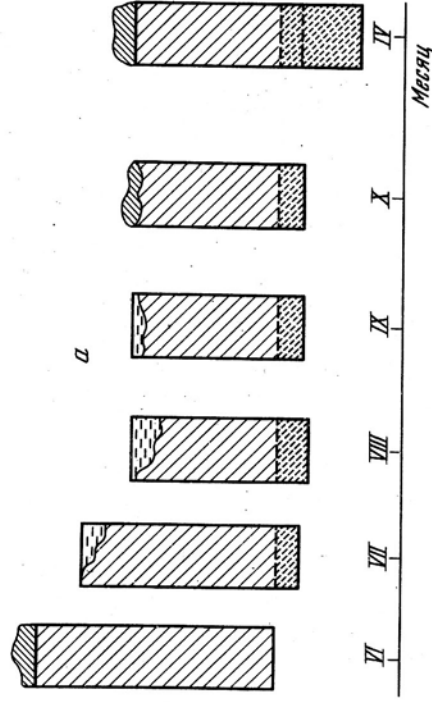


Рис. 6. Изменение толщины льда (а) и его влияние на прохождение фотосинтетически активной радиации (ФАР) (б). СП-23, лето 1977 г.

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

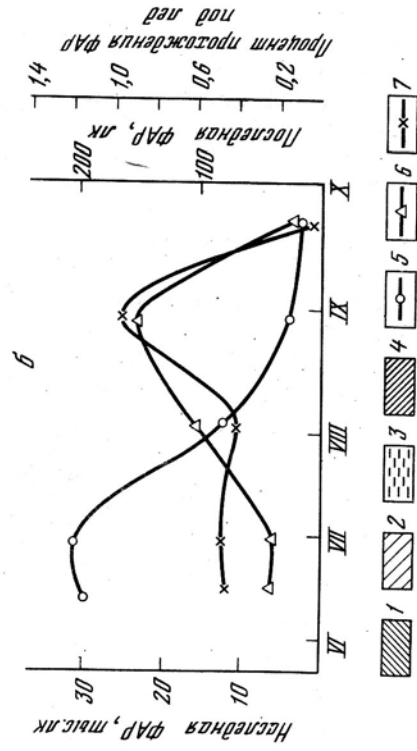
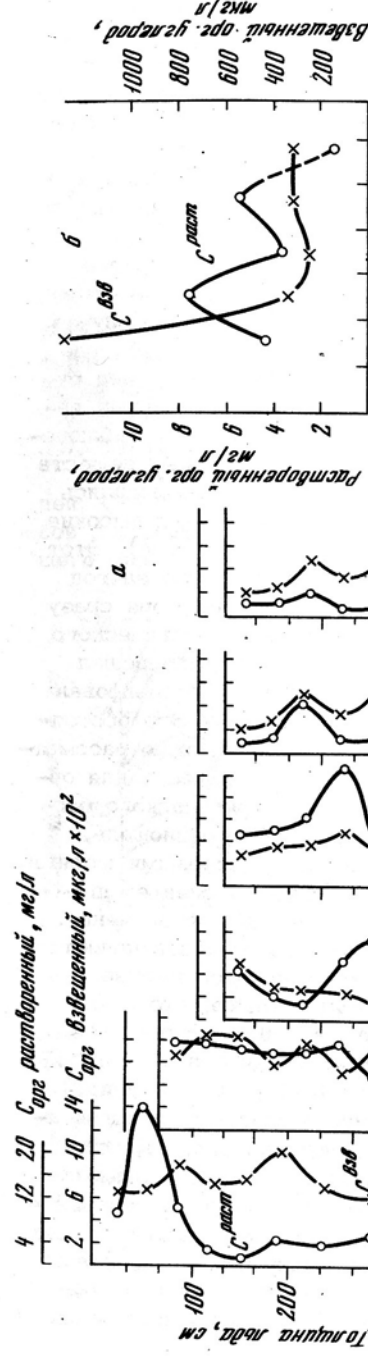
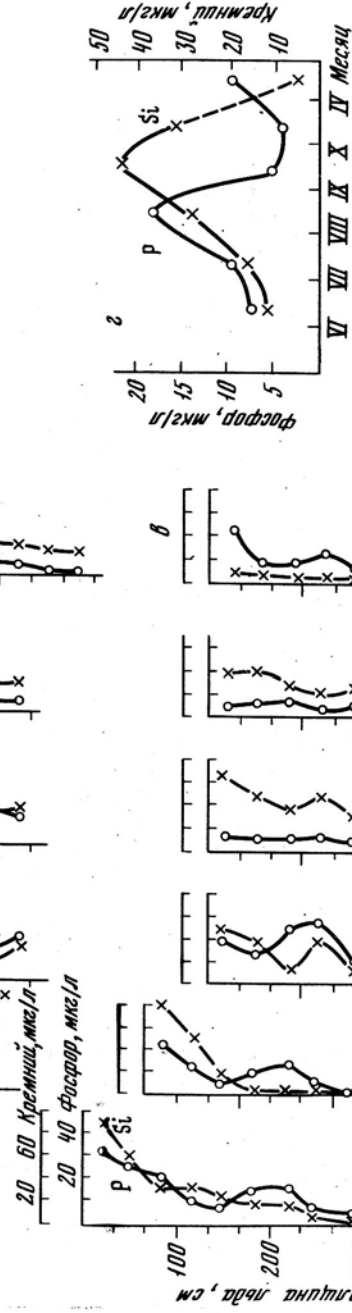


Рис. 7. Распределение растворенного и взвешенного органического углерода (а, б) и минеральных форм кремния и фосфора (в, г) в толще многолетнего льда, СП-23, 1977-78 гг. все значения для каждого горизонта приведены к одному уровню в соответствии с изменением толщины льда при его таянии и образовании.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

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



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



С термодинамической точки зрения лед можно рассматривать как систему открытого типа, в которой поток энергии направлен снизу вверх. Действительно, это зависима от воды система: концентрация органических и минеральных веществ, а также обилие клеток аллохтонной флоры зависят от содержания этих компонентов в воде в момент ледообразования. Диатомовые водоросли, попадая в кристаллическую структуру, составляют потенциальный запас энергии для автохтонов льда. Лизис клеток, их бактериальная (?) деструкция в толще льда — возможные пути вовлечения органического вещества в трофическую цепь ледовых сообществ.

Поступление питательных веществ в лед происходит при его образовании. Количество включений будет зависеть от скорости формирования и от места, где происходит этот процесс. В случае, если ледообразование происходит на шельфе северных морей, где наблюдаются высокие величины первичной продукции, то в лед будет попадать большое количество органических и минеральных веществ. На рис. 6 и 7 представлены результаты сезонных наблюдений за изменением толщины льда и составом питательных веществ в период с июня 1977 по апрель 1978 г., которые проводились на СП-23. Для пробы весеннего льда (июнь) характерны высокие величины концентрации органического вещества (рис. 7, а). Этот факт объясняется тем, что образование льда происходило за год до начала наблюдений на шельфе Восточно-Сибирского моря сразу после летнего цветения фитопланктона. Содержание органического углерода в осенних пробах соответствует льду, который прошел стадию таяния (время фотосинтеза ледовой флоры) и отдрейфовал от места своего образования более чем на 1000 км. Это обстоятельство важно в связи с тем, что дрейфующий лед можно рассматривать как дополнительный источник органических веществ для организмов, обитающих в пелагиали Центрального Арктического бассейна [Мельников, Павлов, 1978]. Учитывая большую площадь, занимаемую мелководными высокопродуктивными северными морями, в которых происходит интенсивное ледообразование, следует признать, что данное явление имеет важное экологическое значение.

Вторым механизмом поступления питательных веществ является их диффузия по каналам стока. Подробно этот процесс рассмотрен в работе Цурикова [1980]. Следует отметить также, что многие авторы допускают диффузию биогенных элементов из подледной воды через нижнюю поверхность льда в его толщу [Meguro et al., 1967; Lake, Lewis, 1970; Harrison, 1965; Eide, Martin, 1975; и др.]. Однако она не может быть основным путем обогащения льда питательными солями. Наши наблюдения показали (см. рис. 7), что концентрация органических и биогенных веществ в толще льда после зимней фазы нарастания почти не изменилась. Это дает основание предполагать, что такая диффузия играет весьма незначительную роль в дополнительном обогащении толщи льда питательными веществами.

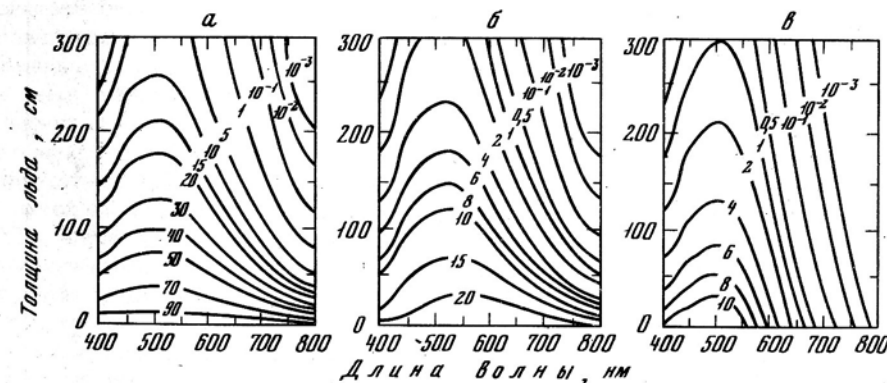
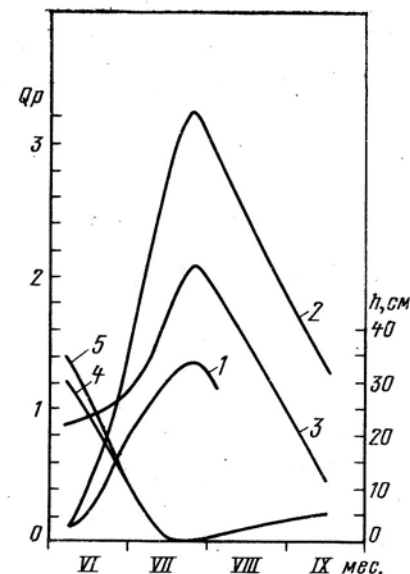
Энергию для фотосинтеза ледовая флора получает за счет веществ, содержащихся в толще льда, и солнечной радиации, проникаю-

Рис. 8. Проникновение солнечной радиации через снежно-ледяной покров (Q_p) на нижнюю поверхность льда, лето 1970 г., СП-18 [по Дубовцеву, Тиме-реву, 1976].

1 — ровная поверхность льда; 2 — снежица; 3 — лунка; 4 — высота снега (h) на ровном многолетнем льду; 5 — высота снега на месте будущей снежины

Рис. 9. Процент проникновения солнечной радиации сквозь ледовый покров как функция толщины льда [по Maykut, Greenfell, 1975]

а — голубой лед со снежицей; б — белый лед; в — голубой лед, покрытый 25 см тающего снега



шей сквозь снежно-ледяной покров. Анализ проб, взятых в разных районах Центрального Арктического бассейна, показывает, что в различных типах дрейфующего льда содержатся органические и минеральные вещества, необходимые для жизнедеятельности водорослей (табл. 1). Гетеротрофный тип питания может рассматриваться как один из способов развития ледовой флоры [Homer, Alexandet, 1972]. Уменьшение концентрации растворенного органического углерода в толще льда в течение первого месяца наблюдений (июнь-июль, см. рис. 7, а) свидетельствует о существовании гетеротрофного типа питания. В случае как гетеротрофного, так и автотрофного синтеза свет играет роль определяющего и регулирующего фактора.

Таблица 1

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

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

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

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

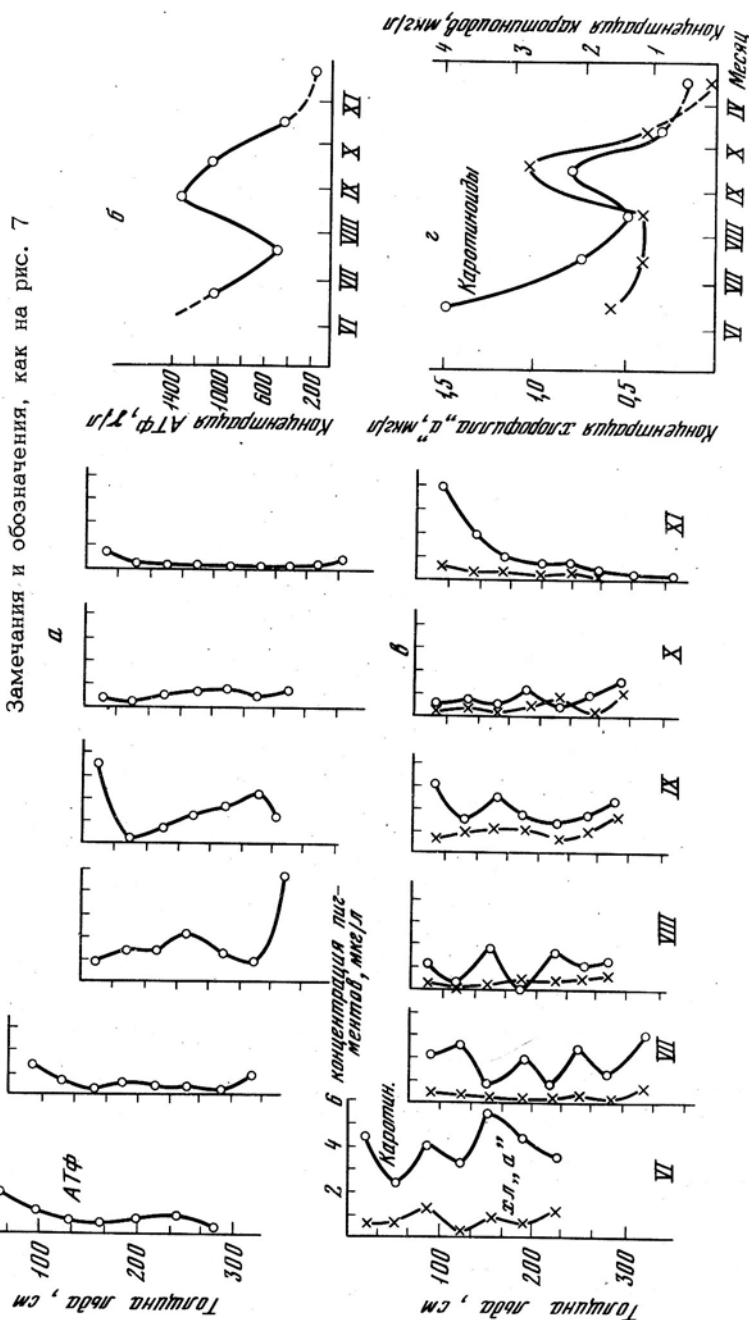
Вегетация ледовой флоры начинается на поверхности снежно-ледяного покрова и постепенно охватывает всю его толщу. Эквивалентная биомассе концентрация аденозинтрифосфата (АТФ) [Holm-Hansen, Booth, 1966] достигает максимальных значений в июне-июле в верхних горизонтах (рис. 10). После стаивания сверху более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

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

100 300 500 концентрация АТФ, г/л

Рис. 10. Распределение аденозинтрифосфата (АТФ) и пигментов в толще многолетнего льда. СП-23, 1977-1978 гг.

Замечания и обозначения, как на рис. 7



С наступлением похолодания в октябре (четвертый период - полярная ночь) фотосинтез заканчивается; по всей толще льда наблюдается уменьшение концентрации АТФ и пигментов, и их содержание остается стабильным до весны (см. рис. 10).

БИОТОП МОРСКОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЛЬДА

Лед с момента формирования до выноса его в Северную Атлантику контактирует с поверхностной арктической водой. С ней связаны все фазы ледотаяния и ледообразования. В разных районах эти процессы подвержены воздействию как метеорологических факторов, так и особенностей гидрологического и гидрохимического режима поверхностных вод. Поэтому знание физико-химических свойств последних важно для понимания особенностей условий обитания различных организмов у морской поверхности льда и на ней. Основные сведения по гидрохимической и гидрологической характеристике поверхностных и подповерхностных арктических вод даны в работе Русанова [1980]. Здесь мы остановимся на некоторых из них.

В Американо-Беринговом суббассейне поверхностные воды формируются под влиянием водообмена с Беринговым морем и речного стока, а также процессов таяния и образования льда. Постоянное вертикальное конвективное перемешивание, усиливающееся зимой, способствует поступлению в этот слой питательных веществ и из подстилающей поверхностные воды промежуточной (тихоокеанской) прослойки, содержащей высокие концентрации биогенных элементов [Русанов, 1980]. Мощность поверхностного слоя меняется с трансформацией вод от побережья Восточно-Сибирского моря к географическому полюсу и побережью Канадской Арктики и составляет 0-50 (75) м. Средние значения некоторых его характеристик, по данным многолетних наблюдений [Русанов, 1980] таковы: S_{∞} - $30,58 \pm 30,87$; $T, ^\circ C$ - $-1,68$; Si , мкг/л - 290-340; P , мкг/л - 26 ± 33 ; O_2 , мкг-ат/л - $0,82 \pm 0,79$; O_2 , % насыщения - 100 ± 104 ; pH - $8,19 \pm 8,21$.

Гидрохимические характеристики этих вод и особенно верхнего подстилающего лед слоя подвержены значительной сезонной изменчивости [Русанов, 1980; Мельников, Павлов, 1978]. В табл. 2 даны результаты наблюдений за контактным слоем вода-лед (0-20 см), проводившихся на СП-23 в 1977 г. во время водолазных работ. Особенно заметны флуктуации характеристик в период ледотаяния, когда талые воды дренируют под лед. Их распространение и смешение с поверхностными арктическими водами продолжается все лето и определяется главным образом формой ледовой поверхности. Как показал Грищенко [1976], макрорельеф накладывает существенный отпечаток на распределение талых пресных вод. Они скапливаются там, где лед более тонкий, а рельеф более ровный.

Здесь уместно отметить одну интересную особенность условий обитания криобионтов морской поверхности льда.

Таблица 2

Сезонная изменчивость гидрохимических характеристик подсти

Характеристика	Дата наблюдений			
	7.07	20.07	23.07	26.07
Соленость, ‰	28,55	30,01	28,60	15,44
Фосфор, мкг/л	28	37	35	52
Кремний, мкг/л	410	570	390	460

Как видно из табл. 2, диапазон солености у поверхности льда очень широк (15,44–30,73 ‰), поэтому, видимо, большинство обитающих здесь организмов должны быть эвригалинными. Наши водолазные наблюдения подтверждают это. Так, например, 26 июля у льда соленость составляла 15,44 ‰. В пробе планктона, собранной у самой ледовой поверхности, были обнаружены несколько десятков копепоид (*Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* sp.) и амфипод (*Apherusa glacialis*). Спустя сутки, 27 июля, после начала сильного дрейфа, когда произошла резкая смена гидрологической обстановки (соленость 29,23 ‰), все выявленные ранее виды были вновь встречены у льда. Это касается и рыб. Во время погружений неоднократно удавалось наблюдать одиночные экземпляры и стайки полярной тресочки *Boreogadus saida* в распресненном слое и переходы особей этого вида из пресных в более соленые слои. Особенно показательно наблюдение за собственно криофильной фауной, основные доминирующие виды которой *Gammarus wilkitzkii* и *Mysis polaris* постоянно встречались на морской поверхности льда во всем диапазоне солености, наблюдавшейся в летний период.

В равной мере это относится и к криофитам, вегетирующим на морской поверхности льда и в первую очередь к скоплениям диатомовых водорослей, которые обитают вдоль кромки трещин и развождений в условиях максимальной опресненности (рис. 11). Это главным образом *Melosira arctica*, образующая плотные колонии в виде длинных (до 1,5 м) шлейфов, и сгустки планктонных диатомей (*Fragilaria* sp., *Nitzschia* sp., *Gomphonema* spp. и др.) диаметром до 15–20 см, которые часто можно было наблюдать в кавернах и трещинках, формирующих микрорельеф нижней поверхности льда. Распреснение тонкого контактного слоя не сказывалось на фотосинтезе. Содержание пигментов оставалось высоким в клетках обеих жизненных форм водорослей при всех изменениях солености (в обрастаниях на льду содержание хлорофилла "а" в расчете на 1 мл суспензии водорослей – 6400 мкг, каротиноидов – 380 мкг, а в планктонных сгустках – 717 и 944 мкг соответственно).

Очевидно, таким образом, что эвригалинность – одно из ха-

лающего лед контактного слоя вод. СП-23, 1977 г.

Дата наблюдений					
26.07	27.07	4.08	28.08	24.09	9.10
29,23	28,69	29,76	22,45	30,27	29,67
54	15	26	16	8	19
450	480	420	310	310	250

рактерных свойств криобионтов, обитающих на морской поверхности льда. Вторым таким свойством является stenотермность.

Как отмечалось выше, лед "термостатирует" поверхностные арктические воды. Изотермия – одно из характерных особенностей этих вод. Сезонный температурный градиент, отмеченный летом 1975 г. на СП-22, составлял всего 0,2 °С [Мельников, 1976]. В другие годы его величина также была незначительной [Русанов, 1980]. Вероятно, температурный диапазон, в котором развиваются криобионты на морской поверхности льда, не превышает 1 °С.

Концентрация биогенных элементов в поверхностных водах остается все время высокой (см. табл. 2). Подток питательных веществ, как уже говорилось, происходит постоянно из нижележащих тихоокеанских промежуточных вод, богатых фосфором и кремнием. Поступление этих веществ осуществляется либо в результате конвективного перемешивания, либо в результате возникновения локальной дивергенции [Clarke, 1978], вызываемой частой, а иногда и резкой сменой направления дрейфа льдов. 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 контактного слоя вода–лед существенно не лимитируют развитие криобионтов. Основным фактором, лимитирующим вегетацию в данном криобиотопе, является свет.

Как уже говорилось, проникновение потока лучистой энергии через снежно-ледяной покров – один из самых сложных и неравномерных процессов в Арктическом бассейне. Общая солнечная радиация, проходящая сквозь лед, зависит от его толщины, состояния поверхностей и высоты солнца [Дубовцев, Тимерев, 1976]. Показано, что снег сильно влияет на прохождение света: по подсчетам Смита [Smith, 1973], количество падающей солнечной радиации, проходящей сквозь лед, покрытый 30-сантиметровым слоем снега, уменьшается в $5 \cdot 10^3$ раз, а без снега – в $3 \cdot 10^3$ раз.

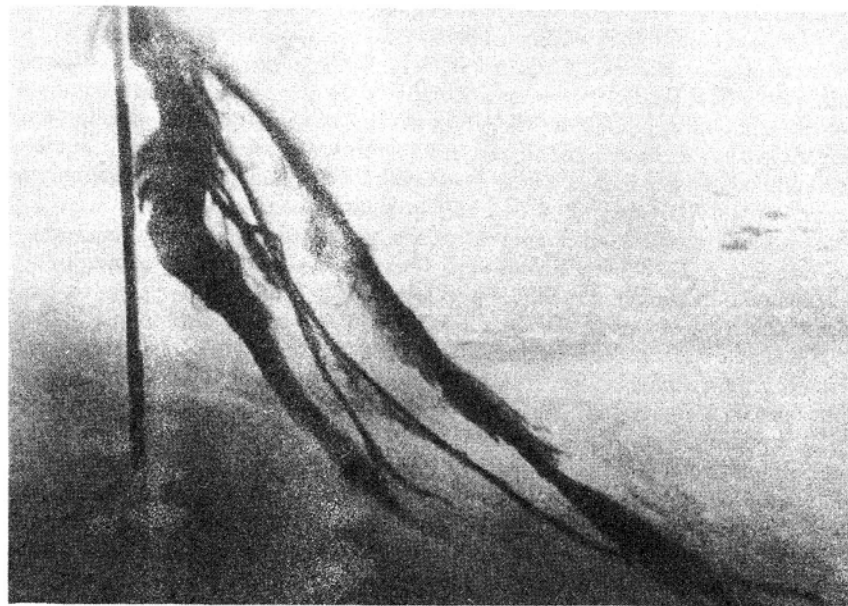
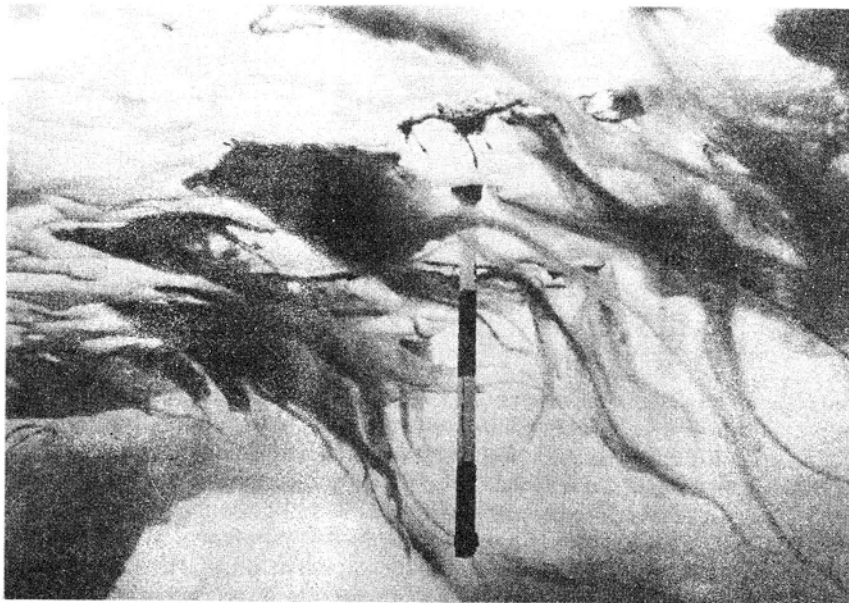


Рис. 11. Скопление колониальных диатомовых (*Melosira arctica*) на нижней поверхности дрейфующего арктического льда. Цена деления на масштабной рейке 1 дм
 а - СП-22, июнь 1974 г., 79° с.ш., 179° в.д., однолетний лед (2 м). Фото В.Д.Грищенко; б - СП-23, август 1977 г., 82° с.ш., 156° в.д., однолетний лед (1,5 м). Фото автора

Проникновение лучистой энергии под лед начинается уже при минимальных высотах солнца (середина апреля) и продолжается до конца сентября [Мельников, Циновский, 1978; Мельников, 1978], причем вначале ее проникновение не везде равномерно: наиболее освещенные участки - места, где лед покрыт тонким слоем снега и его толщина минимальна. Показательно, что даже при небольших высотах солнца в апреле и сентябре свет проходит сквозь многолетний лед. Это дает нам основание предполагать, что продолжительность светового периода (и, вероятно, фотосинтеза) подо льдом составляет около пяти месяцев.

В табл. 3 приведены данные измерений ФАР, проходящей сквозь многолетний лед, полученные при водолазных наблюдениях на профиле длиной 50 м в десяти точках, соответствующих различным формам рельефа и толщинам льда (лето 1977 г., СП-23). Все измерения проведены на одном и том же месте и в одних и тех же точках профиля. В надводном и подводном (у самой поверхности льда) положениях лучистую энергию измеряли датчиком с селеновым фотоэлементом с корректирующим фильтром под область спектра 400-800 нм. Из данных следует, что сквозь лед проходит менее 1% радиации, падающей на поверхность снежно-ледяного покрова, что соответствует результатам, полученным в Антарктике (0,1-1%) для льда толщиной 3 м [Bunt, Lee, 1970]. Максимум проникновения радиации приходится на август, когда сверху стаивает весь снежный покров и около 120 см льда. Интересно отметить, что в конце сентября, когда солнце находилось у самого горизонта, прохождение ФАР было лишь вдвое меньшим, чем в конце июня, при максимальной высоте солнца. Это один из характерных примеров регуляции системы льда по отношению к действию факторов окружающей среды: с уменьшением высоты солнца количество солнечной радиации, проходящей под лед, возрастает за счет уменьшения его толщины. Обращает на себя внимание низкий уровень освещенности подо льдом: 160 лк в период максимального прохождения ФАР и 3,5 лк в период минимального (конец сентября).

По мере прохождения солнечного излучения сквозь снежно-ледяной покров меняется не только количество света (см. табл. 3), но и его спектральный состав (см. рис. 9) и, вероятно, световой оптимум у криофильной флоры следует за всеми изменениями потока лучистой энергии в течение всего сезона.

Считается [Steemann-Nielsen, Jorgensen, 1969], что световая адаптация фитопланктона состоит в изменении в клетках количества ферментов и хлорофилла "а". Кобленц-Мишке с соавторами [1975] показала, что с увеличением глубины, а следовательно, и с уменьшением облученности, с одной стороны, идет перестройка пигментной системы у одних и тех же видов водорослей, с другой - смена состава фитопланктона на виды, имеющие другой набор пигментов. При этом в пигментном аппарате клеток уменьшается доля хлорофилла "а" и возрастает роль каротиноидов, у которых область поглощения сдвинута в зеленую часть спектра. Как видно из рис. 9,

Таблица 3

Прохождение фотосинтетически активной радиации (лк) сквозь

Отметка на горизонтальном профиле (через 5 м)	Дата измерений			
	19.06		29.06	
	НД*	ПД**	НД*	ПД**
5	29 000	2	23 400	71
10	25 500	76	23 400	21
15	27 000	65	23 400	31
20	26 600	52	27 800	30
25	27 000	24	31 200	40
30	29 500	28	31 600	154
35	28 000	203	47 000	140
40	-	-	35 600	155
45	28 000	215	24 000	156
50	28 800	45	42 000	34
Среднее	2 800	79	30 800	84
Прохождение, %	0,28		0,27	

* — надводное положение фотопиранометра, ** — подводное положение фотопиранометра подо льдом на отметках профиля через каждые 5 м.

это та часть спектра, которая наиболее свободно проходит через лед.

Наблюдения за фотосинтезом фитопланктона на СП-23 летом 1977 г. в слое 0–50 м позволили выявить характерные особенности развития пигментной системы водорослей на всех стадиях сукцессии криофитоценоза. Оказалось, что в течение всего сезона в контактном слое вода–лед (в слое максимальной облученности) доля хлорофилла "а" выше, чем каротиноидов, и что относительное количество последних возрастает с глубиной. Таким образом, адаптация криофитов к низкому уровню освещенности позволяет им более эффективно использовать лучистую энергию, проходящую сквозь ледяной покров.

Как известно, для фотосинтеза важна не интенсивность падающей радиации, а количество света. Для диатомовых водорослей установлена закономерность постоянства количества энергии, требующейся для фотосинтеза, независимо от продолжительности фотопериода [30–50 кал·см⁻²·сек⁻¹; Финенко, 1978]. Начало светового насыщения поверхностного фитопланктона в высоких широтах

многолетний лед (лето 1977 г., СП-23). Пояснения в тексте

Дата измерений					
04.08		28.08		24.09	
НД*	ПД**	НД*	ПД**	НД*	ПД**
13 000	93	1700	22	2800	5
12 000	5	1700	4	2800	5
12 300	16	1700	8	2800	4
12 300	90	1700	21	2800	6
12 300	117	1600	18	2700	4
12 300	60	1600	353	2700	2
12 300	98	1600	353	2700	2
11 100	130	1700	447	2600	2
12 300	70	1700	411	2600	2
12 300	78	1700	18	-	-
12 100	75	1700	160	2800	3,5
0,62		0,94		0,13	

достигается в среднем при $5 \cdot 10^{-4}$ кал·см⁻²·сек⁻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 дрейфующий лед на единицу поверхности и времени в Центральном Арктическом бассейне. Расчет проведен на основании результатов, полученных на СП-22 в 1975 г. и на СП-23 в 1977 г. (табл. 4). Из этих данных следует, что фотонасыщение диатомовой флоры, вегетирующей у морской поверхности льда, начинается уже в апреле и сохраняется до октября, т.е. фотосинтез длится не менее 5 месяцев. Максимум ФАР приходится на июль–сентябрь. В этот период наблюдается максимум первичной продукции в поверхностных арктических водах (рис. 12). Несмотря на отсутствие темновой стадии в период развития водорослей в течение полярного дня, величина первичной продукции здесь в целом оказывается значительно меньшей, чем в прибрежных бореальных водах (табл. 5).

Как отмечалось выше, флора на морской поверхности льда имеет

Таблица 4

Количество фотосинтетически активной радиации (ФАР), приходящееся на единицу поверхности льда в разное время года. Пояснения в тексте

Показатель	Месяц									
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
Падающая радиация, кал·см ⁻² ·сек ⁻¹	0,59	0,87	1,22	1,13	4,0	6,0	2,5	0,7		
Прохождение ФАР под лед, %	0,01	0,05	0,10	0,28	0,27	0,62	0,94	0,13		
Количество ФАР, проходящее под лед, кал·см ⁻² ·сек ⁻¹ ·10 ⁻⁴	0,59	8,7	12,2	31,0	108,0	372,0	232,0	9,1		

Таблица 5

Первичная продукция под 1 м² в зонах Центральной Арктики и северных морей (по С¹⁴)

Район	Первичная продукция, мг С·м ⁻² ·день ⁻¹	Автор
Центральный Арктический бассейн, Т-3, лето 1957 г. (вода в разводьях)	5 ÷ 6	English, 1961
Берингово море (вода подо льдом)	15-21	McRoy, Goering, 1974
Чукотское море зима	6	Matheke, Horner, 1974
лето	684	Alexander, 1974
Море Бофорта, м. Барроу, лето	55-180	Мельников, 1979.
Центральный Арктический бассейн, СП-23, лето 1977 г. (вода подо льдом)	0,3-0,5	

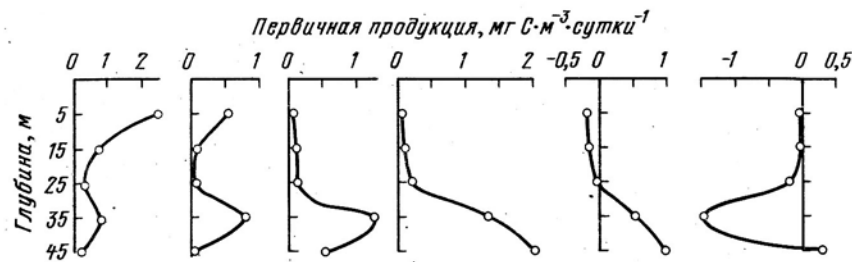


Рис. 12. Первичная продукция (по С¹⁴) в поверхностных арктических водах, лето 1977 г., СП-23 (май - октябрь)

две жизненные формы: 1 - скопления колониальных диатомовых (главным образом *Melosira arctica*) в виде длинных шлейфов, достигающих в длину нескольких десятков сантиметров (см. рис. 11), и 2 - сгустки планктонных диатомовых, среди которых доминируют виды родов *Fragilaria*, *Nitzschia* и *Gomphonema*.

Для обоих образований характерна мозаичность распределения. Развитие колониальных диатомей приурочено в основном к трещинам и разводьям, т.е. к наиболее освещенным местам. Известно, что у края шельфового и, вероятно, дрейфующего льда образуются зоны подъема вод, возникающие в результате флуктуаций течений [Clarke, 1978]. Вполне возможно, что именно высокая освещенность и активное поступление питательных веществ у края льда обуславливают образование таких мощных колоний. Распределение планктонных диатомей определяется в основном особенностями микрорельефа льда и подледными течениями. Сгустки планктонных форм скапливаются обычно в трещинах и кавернах, причем их образование происходит наиболее интенсивно в период таяния [Грищенко, 1976]. Развитие флоры в таких углублениях прекращается осенью с наступлением темного периода и времени интенсивного нарастания льда. Интенсификация процесса ледообразования приводит к "захвату" комочков диатомовых в кристаллическую структуру. Появление коричневых комков этих водорослей (причем мертвых клеток) на поверхности тающих льдов - факт, неоднократно отмечавшийся в литературе, - есть следствие этого процесса.

Обе жизненные формы криофитов, несомненно, играют важную роль в создании первичной продукции в этом биотопе, на что указывает высокое содержание пигментов в их скоплениях.

С морской поверхностью льда экологически связана криопелагическая фауна, в состав которой входит около 50 видов животных, относящихся к Foraminifera, Rotatoria, Nematoda, Polychaeta, Chaetognatha, Copepoda, Mysida, Isopoda, Amphipoda, Decapoda, Pteropoda и Appendicularia [Мельников, Куликов, 1980].

Эта фауна может быть подразделена на две экологические группировки: 1 - автохтонная криопелагическая фауна, весь жизненный цикл которой связан с поверхностью льда (*Gammarus wilkitzkii*,

Mysis polaris, *Derjuginia af. tolli*, *Harpacticus superflexus*, *Tisbe furcata*), и 2 — аллохтонная криофауна, у которой со льдом связана только часть жизненного цикла (*Apherusa glacialis*, *Metopa longirama*, *Neupleustes* sp., *Pseudalibrotus nanseni*, *P. glacialis*, *Gammaracanthus loricatus*).

Помимо ракообразных, в криопелагическом биоценозе постоянно встречаются по крайней мере два вида рыб на всех возрастных стадиях [*Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis*; Андрияшев и др., 1980]. Поимка двух экземпляров *Liparis koefoedi* в непосредственной близости у льда над глубинами 2 км [Циновский, Мельников, 1979] позволяет полагать, что и этот вид связан с морской поверхностью дрейфующих льдов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Арктическом бассейне дрейфующий лед представляет собой систему, которая реагирует на любые изменения температуры воздуха изменением толщины. Чем ниже температура, тем с большей скоростью идет нарастание, а следовательно, увеличение мощности льда, и наоборот, с повышением температуры скорость ледообразования уменьшается и постепенно за счет таяния сверху уменьшается его толщина. Такое изменение толщины льда способствует сохранению температуры поверхностных вод постоянной. Это одно из самых характерных свойств льда в Арктическом бассейне, которое в определенном смысле можно сравнить с ролью кожи у теплокровных животных.

Несмотря на то, что для толщи льда и его снежно-ледяной поверхности характерны высокие перепады температуры (сезонный градиент достигает 30–40° у верхней и 5–10°С у нижней поверхности), криофилы — узкостенотермные организмы. Как снежная, так и ледовая флора переживает холодный период полярной ночи, образуя споры и цисты. Образование вегетативных клеток происходит в светлый период, когда температура воздуха заметно повышается. Деление клеток организмов снежной флоры (например, *Chlamidomonas nivalis*) происходит при температуре не выше плюс 0,5°, т.е. при максимальной температуре талой воды на поверхности льда, а образование спор, вероятно, — при температуре ее замерзания, т.е. около 0°С. Это в полной мере касается и ледовой флоры, у которой вегетация также проходит в диапазоне около 1°С.

Все криобионты снега и льда существуют за счет энергии, аккумулированной в питательных веществах, поступающих в систему из морской воды и ФАР. Действительно, в периоды образования и роста льда в его кристаллическую структуру включаются все имеющиеся в данный момент в морской воде растворенные органические и минеральные компоненты, а также частицы взвеси и микроорганизмы. Количество включений зависит от времени и места формирования льда: в случае его образования на шельфе северных морей,

воды которых отличаются высоким содержанием органических и биогенных веществ, он будет носителем высоких концентраций этих компонентов. И, напротив, лед, образующийся в течение полярной ночи в открытых водах Центральной Арктики, когда фотосинтез отсутствует и происходит активная деструкция органики, будет содержать низкие концентрации органического вещества. С термодинамической точки зрения арктический лед — система открытого типа, в которой основной поток энергии направлен снизу вверх (рис. 13).

Как для самого льда, так и для граничного слоя лед-вода характерен специфический состав криобионтов. Несмотря на подвижность и сезонную физико-химическую изменчивость льда, он сохраняет постоянство населяющих его организмов в пространстве и времени. Эта особенность позволяет рассматривать лед как целостную экологическую систему, в которой между криобионтами и криобиотопом существует обратная связь. Ее проявление можно видеть в следующем.

С одной стороны, экстремальные условия существования во льду определяют развитие только наиболее резистентных к резким перепадам температуры и освещенности криофитов (*Chlorophyta* и *Cyanophyta*). С другой — в результате развития криофитов изменяется лед, он становится более мокрым, рыхлым, вязким и менее прозрачным, а в его кристаллической структуре образуются поры и каверны, заполненные талой водой (очаги скопления водорослей, детрита, рассола).

В распределении организмов, биотопически связанных со льдом, наблюдается вертикальная зональность. Для его толщи и обеих граничных поверхностей характерен специфический состав фауны и флоры, развитие которых определяется действием факторов внешней среды. При переходе от снежно-ледяного покрова через толщу льда к его морской поверхности меняется качественный состав криобионтов. На поверхности развивается снежная флора, в которой доминирующую роль играют *Chlamidomonas nivalis* и *Ancylonema* sp. В толще льда обитают *Chlorophyta* (главным образом представители рода *Chlorella* и нитчатые улотриксые *Chlorormidium subtile*). В слоях, пограничных с морской водой, развиваются диатомовые водоросли, которые затем при переходе в вышележащие слои (по мере роста льда) погибают. Морская граница льда — зона обитания планктонных и эпонтических [по терминологии Банта и Вуда; Bunt, Wood, 1963] водорослей и криопелагической фауны, в состав которой входит около 50 видов животных.

Первичная продукция, создаваемая этими водорослями, составляет первый трофический уровень экосистемы арктического дрейфующего льда. Потребители ледовой флоры — организмы криопелагической фауны — составляют второй трофический уровень. Основные его компоненты — представители двух экологических группировок: автохтоны — *Gammarus wilkitzkii*, *Mysis polaris*, *Derjuginia af. tolli*, *Tisbe furcata*, *Harpacticus superflexus* и аллохтоны — *Apherusa glacialis*, *Metopa longirama*, *Neupleustes* sp., *Pseudalibrotus nanseni*,

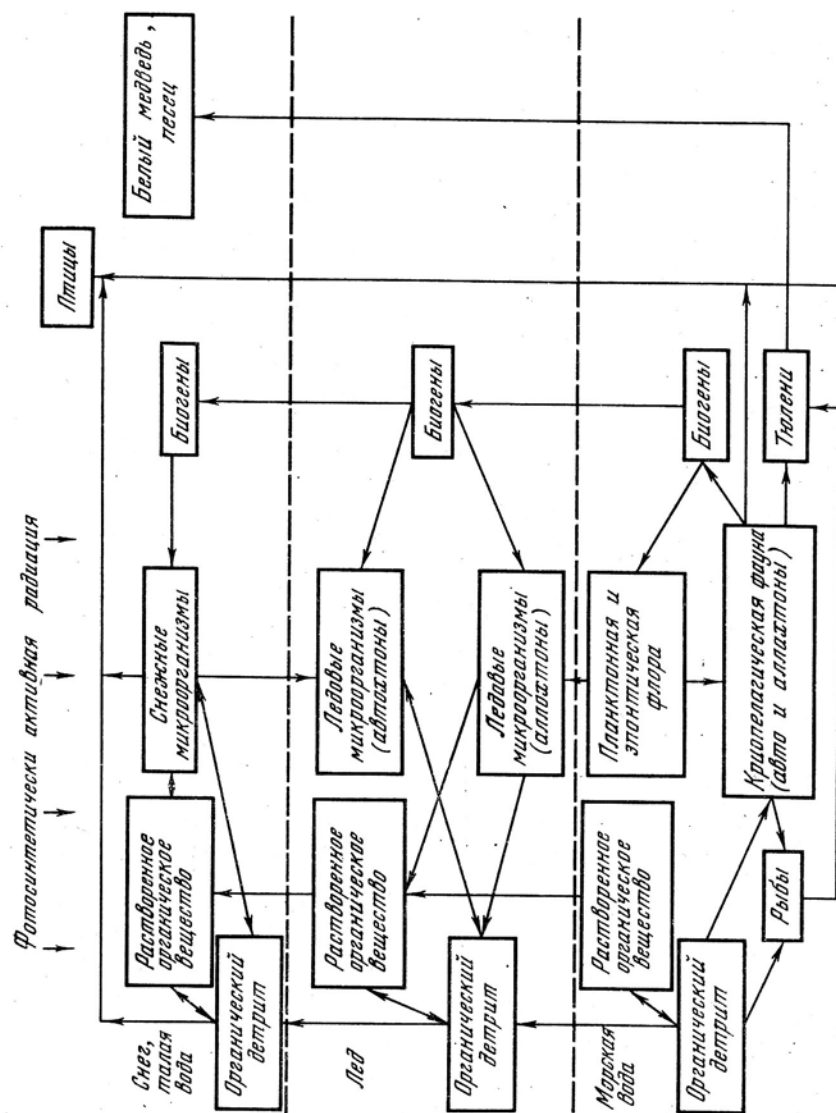


Рис. 13. Принципиальная схема трофических связей в экосистеме дрейфующего арктического льда

P. glacialis, *Gammaracanthus loricatus*. Виды третьей группировки, хотя и достигают в некоторых случаях высокой численности, видимо, играют незначительную роль в пищевой цепи криобиоценоза вследствие непродолжительного пребывания у поверхности льда.

Третий трофический уровень занимают рыбы, птицы и ластоногие.

Тресковые — *Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis* — основные потребители криофауны. Анализ содержимого желудков этих рыб, пойманных в районе Северного Полюса (Андрияшев и др., 1980), показал, что в их рацион входят различные ракообразные (главным образом амфиподы), большинство из которых было выявлено в составе криопелагической фауны. Третий вид, *Liparis koefoedi*, 2 экземпляра которого были обнаружены в непосредственной близости ото льда [Мельников, Цинковский, 1978], видимо, трофически не связан с криофауной. В их желудках были обнаружены типичные планктонные виды *Heterohabdus norvegicus*, *Augaptilus* spp. (Copepoda) и *Conchoecia* sp. (Ostracoda) [Цинковский, Мельников, 1980].

Авифауна центральной части Арктического бассейна насчитывает около 10 видов [Юдин, 1964]. В отчетах полярников наиболее часто отмечаются подорожник снежный, или пуночка (*Plectrophenax nivalis*), люрик (*Plautus alle*) и бургомистр или большая полярная чайка (*Larus hyperboreus*). Их появление в высоких широтах определяется наличием пространств чистой воды — полыней, разводий, трещин во льдах, — а следовательно, и кормов. По данным Белопольского [1957], люрики кормятся в открытом море, о чем свидетельствует нахождение в их зобах мизид и гаммарид. Пищевой спектр люриков насчитывает 16 видов ракообразных (в основном Copepoda, Mysidacea, Amphipoda, Hyperideae, Decapoda, Euphausiacea) и несколько видов рыб [Головкин и др., 1972].

Кольчатый тюлень или нерпа (*Phoca hispida*) — самый массовый и обычный вид ластоногих среди дрейфующих льдов центральной части Северного Ледовитого океана. По данным Чапского (1940), нерпы кормятся главным образом ракообразными и рыбой. Из последних первое место принадлежит полярной тресочке, или сайке (*Boreogadus saida*), а из ракообразных чаще всего встречаются Amphipoda, Schizopoda, Decapoda, Cumacea, Mysidacea.

Наряду с нерпой среди дрейфующих льдов Центральной Арктики (вплоть до полюса) встречается морской заяц, или лахтак (*Erignathus barbatus*). О его питании известно главным образом по наблюдениям на мелководье, где лахтак питается моллюсками и ракообразными. Чапский [1938] сообщает о большой роли сайки в питании морского зайца. Можно полагать, что этот вид трофически связан также и с криопелагической фауной дрейфующего льда.

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 северных морях нерпа питается сайкой, которая в это время и составляет основную долю в ее рационе [Виноградов, 1949]. Данбар [Dunbar, 1941], исследуя содержимое желудков 57 нерп, установи-

ла, что летом их пища состоит преимущественно из ракообразных. У большинства обследованных особей в желудках были найдены *Themisto libellula*, *Mysis polaris*?, *Pseudalibrotus nansenii*, *P. glacialis*, *Gammaracanthus loricatus* и другие виды, которые были обнаружены у льда [Мельников, Куликов, 1980]. Среди дрейфующих льдов Центральной Арктики, где стайные скопления тресковых редки, в рационе ластоногих, вероятно, преобладают ракообразные. В желудке нерпы, добытой в июле 1977 г. на СП-23 на 86° с.ш., удалось идентифицировать ракообразных — представителей криопелагической фауны — *Gammarus wilkitzkii*, *Mysis polaris*, *Apherusa glacialis*. Рыбы в желудке отсутствовали.

Четвертый трофический уровень в экосистеме дрейфующего арктического льда занимают белый медведь (*Thalassarcos maritimus*) и песец (*Alopex lagopus*), основной пищей которых служит нерпа.

Экологическая система дрейфующего льда стабильна лишь в пределах Центрального Арктического бассейна, т.е. в пределах антициклонального круговорота и трансарктического выноса льда. Продолжительность "жизни" льда, а следовательно, и экосистемы лежит в пределах от 3 лет (время выноса дрейфующих станций СП в трансарктической зоне) до нескольких десятков лет (данные наблюдений за дрейфом станции Т-3 в зоне антициклонального круговорота). В Северной Атлантике и частично в Беринговом море, куда выносятся дрейфующие льды, происходит их таяние. Все органические и минеральные компоненты, а также ледовые организмы попадают в воду и в ней включаются в трофическую сеть биоценозов. Принимая во внимание крупный масштаб этого явления — ежегодный вынос льда в Северную Атлантику составляет 1,25 млн. км², т.е. около 14% площади Северного Ледовитого океана [Зубов, 1945], можно предполагать, что тающие льды оказывают большое влияние на биологическую продуктивность бореальных атлантических и берингоморских вод. Для оценки этого влияния требуются дополнительные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А.П., Мухамедияров Б.В., Павштик Е.А. О массовых находениях криопелагических тресковых рыб (*Boreogadus saida* и *Arcotogadus glacialis*) в околполюсных районах Арктики. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Белополюский Л.О. Кормовые биотопы и состав пищи морских колониальных птиц Баренцева моря. — В кн.: Позвоночные Арктики. Л.: Морской транспорт, 1957.
- Богоров В.Г. Местные ледовые прогнозы по биологическим признакам. — Проблемы Арктики, 1939, № 1.
- Буйницкий В.Х. Влияние микроскопических водорослей на строение и прочность морских антарктических льдов. — Океанология, 1968, т. 8, вып. 6.

- Буйницкий В.Х. Микроскопические организмы и их влияние на строение и прочность морских антарктических льдов. — В кн.: Морские льды и айсберги Антарктики. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973.
- Виноградов М.П. Морские млекопитающие Арктики. — Тр. Аркт. ин-та, 1949, т. 202.
- Гайцхоки Б.Я., Спицын В.А. Некоторые результаты измерения температуры льда на дрейфующей станции СП-18. — Тр. ААНИИ, 1970, т. 295.
- Головкин А.И., Зеликман Э.А., Георгиев А.А. Биология и пищевые связи люриков (*Plautus alle*) с пелагическим сообществом на Новой Земле. — В кн.: Особенности биологической продуктивности вод близ птичьих базаров севера Новой Земли. Л.: Наука, 1972.
- Грищенко В.Д. О микрорельефе нижней поверхности морского дрейфующего льда. — Тр. ААНИИ, 1976, т. 320.
- Грищенко В.Д. О морфологии поверхностей льдов Арктического бассейна. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Дубовцев В.Ф., Тимерев А.А. Проникновение тепла солнечной радиации через снежно-ледяной покров Северного Ледовитого океана (по материалам наблюдений на станции СП-18 в 1970 г.) — Тр. ААНИИ, 1976, т. 319.
- Зернов С.А. О зимовке водных организмов во льду и мерзлой земле, по материалам Н.В. Болдыревой, М.М. Шарпиной и Ю.Д. Шмелевой. О "пагоне" — новый термин. — Рус. гидробиол. журн., 1928, т. 7, № 1/2.
- Зубов Н.Н. Льды Арктики. М.: ГУСМП, 1945.
- Кобленц-Мишке О.И., Пелевин В.И., Семенова М.А. Пигменты фитопланктона и использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1975, т. 102.
- Ланская Л.А. Культивирование водорослей. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев: Наук. думка, 1971.
- Лобышев В.И., Мельников И.А., Есиков А.Д., Нечаев В.В. Исследование изотопного состава кислорода арктического дрейфующего льда в связи с проблемой биологической продуктивности. — В кн.: Тез. докл. 7-го Всесоюз. симпозиума по стабильным изотопам в геохимии, Москва, 20-23 октября 1978 г.
- Лошилов В.С. Снежный покров на льдах Центральной Арктики. — Проблемы Арктики и Антарктики, 1964, вып. 17.
- Мельников И.А. Гидробиологические исследования в центральной части Северного Ледовитого океана. — Океанология, 1976а, т. 16, вып. 3.
- Мельников И.А. Гидробиологические исследования в центральной части Северного Ледовитого океана (весна 1976 г.). — Океанология, 1976б, т. 16, вып. 6.
- Мельников И.А. Гидробиологические исследования в Северном Ледовитом океане (весна 1978 г.) — Океанология, 1978, т. 18, вып. 6.
- Мельников И.А. Криобиологические наблюдения в Центральном Арктическом бассейне (метод и некоторые результаты исследований). — Океанология, 1979, т. 19, вып. 1.
- Мельников И.А., Куликов А.С. Криопелагическая фауна Центрального Арктического бассейна. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Мельников И.А., Павлов Г.Л. Особенности распределения органического углерода в водах и льдах Арктического бассейна. — Океанология, 1978, т. 18, вып. 2.

- Мельников И.А., Циновский В.Д. Гидробиологические исследования в Северном Ледовитом океане на СП-23 (май-октябрь 1977). — Океанология, 1978, т. 18, вып. 2.
- Палибин И.В. Микроорганизмы как разрушители полярных льдов. — Изв. Центр. гидромет. бюро, 1925, т. 5.
- Русанов В.П. Гидрохимическая характеристика поверхностных вод Арктического бассейна. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Трешников А.Ф., Баранов Г.И. Структура циркуляции вод Арктического бассейна. Л.: Гидрометеоиздат, 1972.
- Усачев П.И. Микрофлора полярных льдов. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1949, т. 3.
- Финенко З.З. Адаптации планктонных водорослей к основным факторам океанической воды. — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. (Океанология; Биология океана, т. 1).
- Циновский В.Д., Мельников И.А. О нахождении *Liparis koefoedi* (Liparidae, Osteichthyes) в водах Центрального Арктического бассейна. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Цуриков В.Л. Жидкая фаза в морских льдах. М.: Наука, 1976.
- Цуриков В.Л. Механизм заселения морского льда и возможности развития в нем микрофлоры. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980.
- Цуриков В.Л., Ведерников В.И. Фотосинтез водорослей в ледовых условиях. — Биология моря, 1978, т. 3.
- 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.
- Ширшов П.П. Планктон как индикатор ледового режима моря. — Бюл. Аркт. ин-та, 1935, № 11.
- Юдин К.А. К фауне центральной части Арктического бассейна. — Тр. ААНИИ, 1964, т. 259.
- Alexander V. Primary productivity regimes of the nearshore Beaufort sea with reference to potential roles of ice biota. — In: The Coast and Shelf of the Beaufort Sea. Arlington: Inst. N. America, 1974.
- Apollonio S. The chlorophyll content of Arctic sea ice. — Arctic, 1961, vol. 14, N 3.
- Bunt J.S. Microbiology of Antarctic sea ice. — Nature, 1963, vol. 199, N 1254.
- Bunt J.S., Wood E.J.F. Microalgae and antarctic sea ice. — Nature, 1963, vol. 199, N 4900. 1254-1255
- Bunt J.S., Lee C.C. Seasonal primary production in antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967. — J. Mar. Res., 1970, vol. 28, N 3.
- Burkholder P.R., Mandelli E.F. Productivity of microalgae in Antarctic sea ice. — Science, 1965, vol. 149, N 3686.
- Clarke A.J. On wind-driven quasi-geostrophic water movements near fast-ice edges. — Deep-Sea Res., 1978, vol. 25, N 1.
- Dunbar M.J. On the food of seals in the Canadian eastern Arctic. — Canad. J. Res., 1941, vol. 19.
- Eide I., Martin S. The formation of brine drainage features in young sea ice. — J. Glaciol., 1975, vol. 14, N 70.
- English T.S. Some biological oceanographic observations in the central North Polar sea. Drift Station Alpha, 1957-1958. — Arct. Inst. N. Amer. Sci. Rept., 1961, N 15.

- Gran H.H. Diatomaceae from the ice-floes and plankton of the Arctic ocean. — Norw. North Polar Exped. 1893-1896, Sci. Results, 1904, vol. 4.
- Harrison J.D. Measurement of brine droplet migration in ice. — J. Appl. Phys., 1965, vol. 36, N 12.
- Holm-Hansen O., Booth C.R. The measurement of adenosine-triphosphate in the ocean and its ecological significance. — Limnol. Oceanogr., 1966, vol. 11, N 3.
- Horner R.A. Sea ice organisms. — Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1976, v. 14.
- Horner R.A., Alexander V. Algal populations in Arctic sea-ice: an investigation on heterotrophy. — Limnol. Oceanogr., 1972, vol. 17, N 3.
- Huber-Pestalozzi G. Die Flora von Schnee und Eis. — In: Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 1926, Bd. 2.
- Koerner R.M. The mass balance of the sea ice of the Arctic ocean. — Glacial., 1973, vol. 12, N 65.
- Kol E. Kryobiologie (Biologie und Limnologie des Schnees und Eises). 1. Kryovegetation. Stuttgart, 1968.
- Lake R.A., Lewis E.L. Salt rejection by sea ice during growth. — J. Geophys. Res., 1970, vol. 75, N 3.
- Matheke G.E.M., Horner R.A. Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi sea near Barrow, Alaska. — J. Fish Res. Bd. Canada, 1974, vol. 31, N 11.
- Maykut G.A., Grenfell T.C. The spectral distribution of light beneath first-year sea ice in the Arctic ocean. — Limnol. Oceanogr., 1975, vol. 20, N 4.
- McRoy C.P., Goering J.J. The influence of ice on the primary productivity of the Bering sea. — In: Oceanography of the Bering Sea./Ed. D.V. Hood, E.J. Kelley. Fairbanks, 1974.
- Meguro H. Plankton ice in the Antarctic ocean. — Antarct. Rec., 1962, N 14.
- 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, vol. 20, N 2.
- Nansen F. The oceanography of the North Polar basin. — In: Norwegian North Polar Expedition 1893-1896, 1902, vol. 3, N 9.
- Smith R.C. Optical properties of the Arctic upper waters. — Arctic, 1973, vol. 26, N 4.
- Steemann-Nielsen E., Jørgensen E.J. The adaptation of plankton algae. 1. General part. — Physiol. plant., 1968, vol. 21, N 2.

УДК 577.475(268.9)

КРИОПЕЛАГИЧЕСКАЯ ФАУНА ЦЕНТРАЛЬНОГО АРКТИЧЕСКОГО БАССЕЙНА

И. А. МЕЛЬНИКОВ, А. С. КУЛИКОВ

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

7. Зак. 1672