

ВОДОРОСЛИ И БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ВО ЛЬДУ ПРЭСНОВОДНОГО ВОДОЕМА (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)

Е.Ю. Афонина¹, Н.А. Ташлыкова¹, Г.Ц. Цыбекмитова¹, В.А. Обязов²

¹Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,

672014, Забайкальский край, Чита, ул. Недорезова, 16а, Россия; kataf@mail.ru

²ООО НПО "Гидротехпроект", 199178, Санкт-Петербург, 14-я линия В.О., 97А, Россия; obviaf@mail.ru

Приведены данные о видовом составе водорослей и беспозвоночных животных льда озера Арахлей. Таксономический состав озерного льда представлен диатомовыми и динофитовыми водорослями, колониальными и ракообразными. Установлено, что наибольшее разнообразие водорослей отмечается во льду над глубоководной частью озера, а беспозвоночных – в литоральной части. Выявлено, что высокая численность и наибольшая биомасса организмов наблюдаются в период максимального нарастания ледяного покрова. Вертикальная зональность характеризуется распределением гидробионтов в верхних и средних горизонтах льда. Показано, что озерный лед обладает высокой протеолитической и амилолитической ферментативной активностью, а наибольшее содержание биогенных элементов отмечается в периоды становления и разрушения ледяного покрова.

Водоросли, беспозвоночные, гидролитическая ферментативная активность, биогенные элементы, лед, озеро Арахлей

ALGAE AND INVERTEBRATES IN FRESHWATER ICE (ZABAİKALSKY KRAI)

E.Yu. Afonina¹, N.A. Tashlikova¹, G.Ts. Tsybekmitova¹, V.A. Obyazov²

¹Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, SB RAS,

16a, Nedorezova str., Zabaikalsky krai, Chita, 672014, Russia; kataf@mail.ru

²Scientific Production Association "Gidrotehproect", 97A, 14th line, V.O., St. Petersburg, Russia; obviaf@mail.ru

The species composition of algae and invertebrates inhabiting the ice of Lake Arakhley are described in this paper. Diatoms and dinoflagellates, rotifers and crustaceans determine the taxonomic composition of the lake ice. The greatest diversity of the algae has been found in the ice cover above the deep part of the lake, whereas that of invertebrates was found above its littoral part. It has been found that the large number and the largest amount of biomass of organisms are observed during the period of maximum ice cover growth. Vertical zonation is characterized by distribution of aquatic organisms in the upper and middle ice horizons. The lake ice has been shown to have high hydrolytic enzyme activity, and the highest amount of biogenic elements has been noted to occur during formation and destruction of the ice cover.

Algae, invertebrates, hydrolytic enzyme activity, nutrients, ice, Lake Arakhley

ВВЕДЕНИЕ

Лед является структурным элементом биосферы и своеобразной экологической нишей водных экосистем. Важность его в природных процессах, протекающих в водоемах, не вызывает сомнений [Мельников, 2014; Salonen et al., 2009]. Открытие ледовой биоты привело к формированию представлений о сообществе, для которого лед играет роль субстрата, обладающего специфическими свойствами [Мельников, 1984; Thomas, Dieckmann, 2002]. Гидробионты обитают как в ледовой интерстициали [Оболкина и др., 2000], так и в подледных обрастаниях [Юрьев, 1992; Juhl et al., 2011]. После таяния льда животные возвращаются к активной жизни и продолжают свое развитие на дне или в толще воды [Андряшев, Грузов, 1974; Механикова и др., 2009].

К настоящему времени накоплены обширные сведения о структуре и функционировании биоты

льда морей и океанов [Виноградов, Мельников, 1980; Мельников, 1984; Мозильникова и др., 2009; Ильяш и др., 2012; Колосова и др., 2013; Horner, 1976; Legendre et al., 1992; Okolodkov, 1992; Gradinger, 1999; Nozais et al., 2001; Garrison et al., 2005; Ewert, Deming, 2013], тогда как пресноводный лед является одним из наименее изученных аспектов зимней гидробиологии [Шкундина, 1988; Юрьев, 1992; Иванов, 1995; Бордонский и др., 2003; Булат и др., 2009; Сластина и др., 2011; Кондратова, Фишер, 2012; Баженова, Коржова, 2014; Felip et al., 1995; Poglazova et al., 2001; Frenette et al., 2008]. Для водоемов Забайкальского края, где ледовый сезон длится с начала ноября до начала мая, имеются лишь краткие сообщения на эту тему [Семерной, Горлачев, 1969; Тополов, 1991].

Исследования компонентов биоты ледового покрытия проводились на оз. Арахлей, которое яв-

ляется модельным водоемом на территории края: на этом водоеме проводится многолетний гидробиологический мониторинг. Основной задачей было изучение видового состава и пространственно-временного распределения водорослей и беспозвоночных в толще льда оз. Арахлей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Озеро Арахлей, расположенное на территории Забайкальского края в поясе умеренных широт с резко континентальным климатом, входит в состав Ивано-Арахлейской территориальной аквальной системы, расположенной на водоразделе двух бассейнов: Байкальского и Ленского. Озеро находится на юге Витимского плоскогорья, между Яблоновым и Осиновым хребтами (рис. 1).

Площадь водной поверхности оз. Арахлей составляет 59 км², объем водной массы – 0.60 км³. Длина водоема – 11 км, средняя ширина – 5.3 км. Максимальная глубина достигает 17 м, средняя – 10.2 м. Состав воды гидрокарбонатный магниевый-кальциевый, минерализация не превышает 220 мг/л.

Первые ледовые явления в виде заберегов появляются на озере обычно во второй половине октября – начале ноября. Скорость нарастания льда неравномерна по времени и в пространстве. В начальный период ледостава интенсивность вертикального прироста льда нередко превышает 2 см/сут. В дальнейшем происходит ее снижение, и к концу февраля интенсивность прироста уменьшается до 1.0–1.1 см/сут. Нарастание льда продолжается до конца марта – начала апреля, но с меньшей интенсивностью (0.3–0.4 см/сут). Максимальная толщина льда на оз. Арахлей в отдельные годы может достигать более 170 см. В апреле начинается таяние льда, и к концу месяца его толщина уменьшается на 20–25 см. Во второй половине апреля – первой половине мая начинается разрушение ледяного покрова [Обязов, 2013].

Исследования льда оз. Арахлей проводились с декабря 2009 г. по май 2010 г., с декабря 2010 г. по апрель 2011 г., в декабре 2011 г., марте, апреле 2012 г., марте, апреле, декабре 2013 г. Для получения ледового керна в круговую выбуривали 5–6 лунок. Образовавшийся в центре керна льда диаметром 20 см делили на образцы длиной до 20 см, упаковывали в отдельные целлофановые пакеты и транспортировали в лабораторию, где лед оставался герметично закрытым до полного его оттаивания при комнатной температуре. Из полученной талой воды отбирали подпробы для гидробиологического (водоросли и беспозвоночные) и гидрохимического (нитраты, фосфаты, органическое вещество: химическое потребление кислорода – ХПК и перманганатная окисляемость кислорода – ПОК) анализов. Для выявления наличия живого вещества также определяли ферментативную

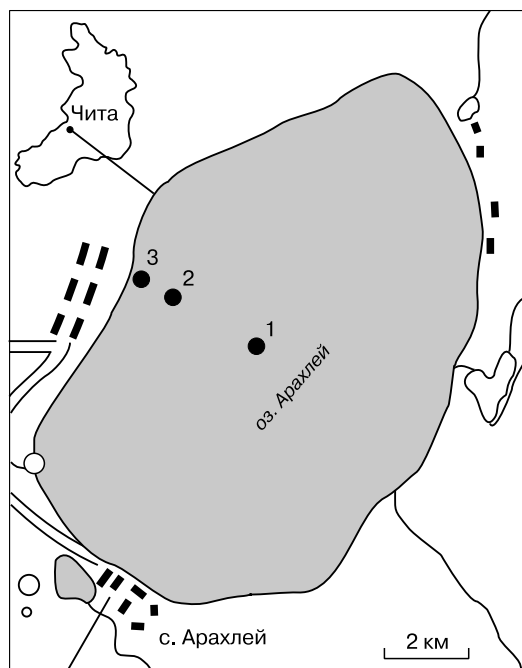


Рис. 1. Карта-схема мест отбора проб льда.

1 – центр (глубина 13–14 м); 2 – сублитораль (7–9 м); 3 – прибрежье (2–3 м).

(протеолитическую – ПА и амилитическую – АА) активность льда.

Для изучения видового состава и количественных характеристик водорослей расплав фиксировали 40%-м раствором формальдегида, отстаивали 10–15 дней и затем концентрировали осадочным методом. Изучение материала проводилось под микроскопом “Nicon Eclipse E200” с фотокамерой “DS Camera Control Unit DS-L2” (тысячекратное увеличение). Учет водорослей в концентрате осуществляли по методу Гензена с помощью счетной пластины [Топачевский, Масюк, 1984]. Биомасса определялась по объему отдельных клеток или колоний водорослей, при этом удельный вес принимался равным единице [Садчиков, 2003]. Общий список водорослей составлен по системе, принятой на крупнейшем альгологическом сайте AlgaeBase [Guiry M.D., Guiry G.M., 2013].

Для определения видового состава и учета беспозвоночных талую воду проливали через гидробиологический сачок (диаметр ячеек капронового сита 0.064 мм) и сразу просматривали под микроскопом МБС-9. Обработку проб вели в соответствии со стандартной количественно-весовой методикой [Киселев, 1969]. Идентификацию видов животных проводили по [Кутикова, 1970; Определитель..., 1995].

Гидрохимический анализ проводили стандартными методами [Руководство..., 1977], изуче-

ние ферментов – на основе метода Г.А. Корнеевой с соавт. [1990].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика ледового покрова. Лед оз. Арахлей – монолитный, прозрачный, по своей структуре он состоит из крупных кристаллов без видимых границ между ними, ориентированных геометрическими и оптическими осями нормально к плоскости замерзания. Он содержит газовые включения самой разнообразной формы, обусловленные биохимическими превращениями в осадках озера [Тополов, 1991].

Сроки начала и окончания ледовых явлений, а также установления и разрушения ледяного покрова оз. Арахлей в исследованный период приведены в табл. 1. Общая продолжительность ледостава в 2009–2010 гг. составила 209 дней, в 2010–2011 гг. – 186, в 2011–2012 гг. – 181 день.

Лед в прибрежье (глубина 2–3 м) был толще, чем в центральной части озера на 8–9 %. В зимний период 2010/11 г. толщина льда была меньше на 13–21 % по сравнению с предыдущим годом и на 4–17 % – с последующим. Наибольшая толщина наблюдалась в феврале 2010 г. и марте 2012 г. Самым заснеженным был 2010/11 г., когда толщина снега на озере была больше на 13–53 % по сравне-

нию с 2009/10 г. и на 31–80 % по сравнению с 2011/12 г. Основное количество осадков приходилось на январь–февраль (рис. 2). Снежное покрытие озера составляло 80–100 %.

Ферментативная активность во льду. Исследованная гидролитическая активность льда и в центре, и в прибрежье озера возрастала от зимы к весне. В 2010 г. это нарастание происходило с января по март (ПА – от 0 до 603 ф. ед., АА – от 0 до 499 ф. ед.), в 2010–2011 гг. – с декабря по февраль (ПА – от 72 до 841 ф. ед., АА – от 0.44 до 120 ф. ед.). В последующем активность гидролитических ферментов льда уменьшалась (рис. 3).

В вертикальной дифференциации наибольшая ферментативная активность отмечалась в верхних (0–20 см) и средних (40–80 см) слоях льда. В нижних слоях (100–120 см) активность ферментов не достигала значений уровня поверхностного слоя в 1.5–4 (ПА) и 4–10 (АА) раз.

Содержание биогенных веществ во льду. Наибольшее содержание нитратов и фосфатов отмечалось в периоды становления и разрушения ледяного покрова. Максимальные значения концентраций PO_4^{3-} и NO_3^- в 2009–2010 гг. достигали соответственно 0.04 и 0.05 мг/л (январь–февраль), в 2010–2011 гг. – 0.023 и 0.018 мг/л (апрель), в 2011–2012 гг. – 0.066 и 0.027 мг/л (де-

Таблица 1. Сроки образования и разрушения льда на оз. Арахлей (2009–2012 гг.)

Период	Срок начала			Срок окончания	
	ледовых явлений**	ледостава***	разрушения ледяного покрова****	ледостава***	ледовых явлений**
Средняя*	25 октября	3 ноября	4 мая	21 мая	4 июня
2009–2010	17 октября	30 октября	3 мая	25 мая	1 июня
2010–2011	11 октября	1 ноября	16 апреля	5 мая	11 мая
2011–2012	21 октября	11 ноября	11 апреля	9 мая	15 мая

- * Средняя за многолетний период (1954–2012 гг.).
- ** Забереги, закраины, ледяные поля на поверхности озера.
- *** Период, в течение которого наблюдается неподвижный сплошной ледяной покров на озере.
- **** Образование трещин, подвижки льда, образование закраин на озере.

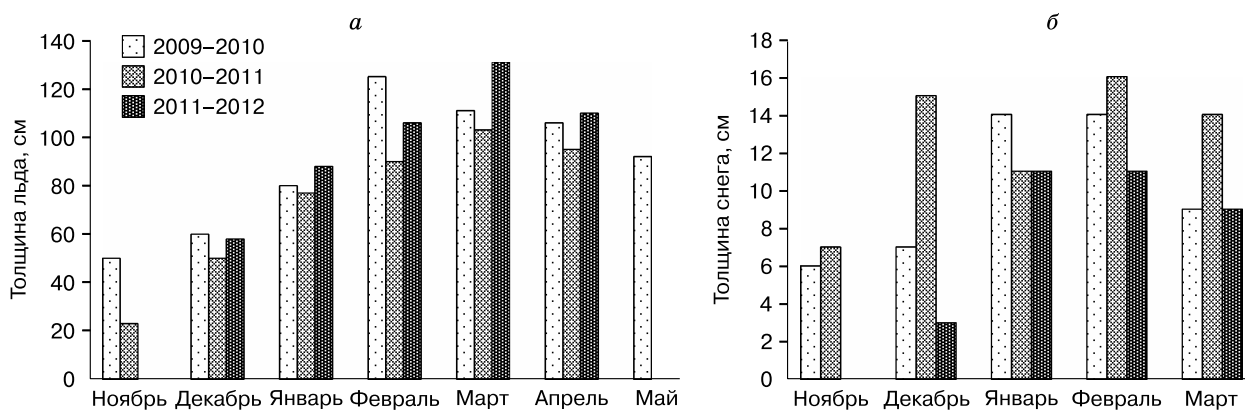


Рис. 2. Внутригодовые изменения толщины льда (а) и снега (б) в оз. Арахлей на ст. Центр.

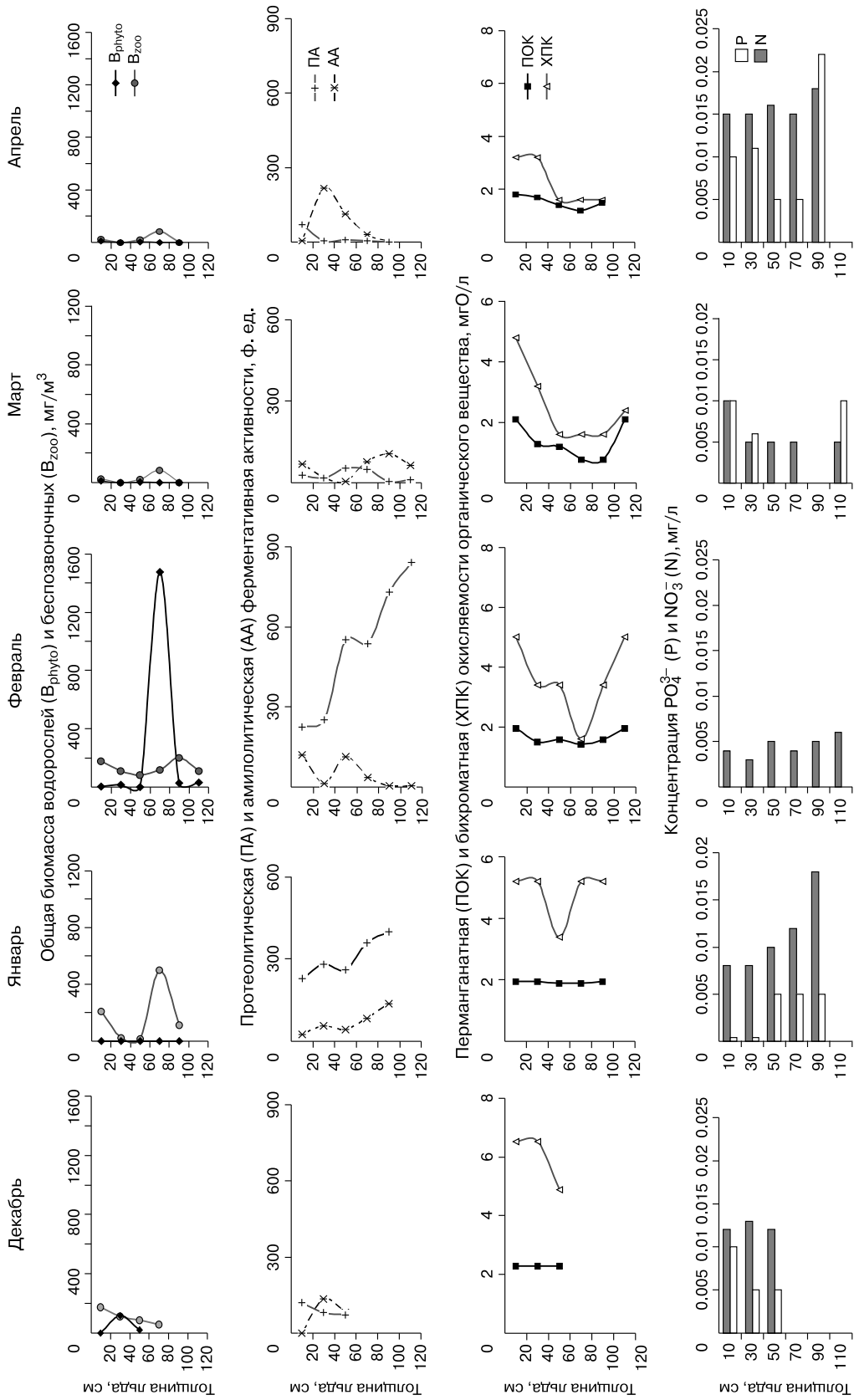


Рис. 3. Вертикальное распределение гидрохимических и биологических показателей в колонке льда оз. Арахлей на ст. Прибрежье в 2010–2011 гг.

Таблица 2. Видовой состав водорослей и беспозвоночных льда оз. Арахлей

Таксон	Ледовый сезон			
	2009–2010	2010–2011	2011–2012	2012–2013
<i>Водоросли</i>				
Cyanoprokaryota (Cyanobacteria)				
<i>Anabaena flos-aquae</i> Brébisson ex Bornet & Flahault, 1886	+	–	–	–
Chrysophyta				
<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs, 1893	+	–	+	+
<i>Chromulina</i> sp.	+	+	–	+
<i>Mallomonas</i> sp.	–	–	+	+
Bacillariophyta				
<i>Handmania comta</i> (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal	+	+	+	+
<i>Asterionella formosa</i> Hassall, 1850	+	+	+	+
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières, 1830	–	+	–	
<i>F. crotonensis</i> Kitton, 1869	–	–	–	+
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) D.M. Williams & Round, 1987	–	–	+	–
<i>Diatoma vulgare</i> Bory, 1824	–	–	+	+
<i>Navicula radiosa</i> Kützing, 1844	–	–	+	–
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow in Van Heurck, 1880	–	–	+	+
<i>Cymbella turgida</i> (Ehrenberg) Hassall, 1845	–	–	+	–
<i>Gomphonema constrictum</i> Ehrenberg, 1832	–	+	+	–
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W. Smith, 1853	–	–	+	+
Euglenophyta				
<i>Phacus</i> sp.	–	–	+	–
Dinophyta				
<i>Peridinium</i> sp.	+	+	+	+
<i>Gymnodinium</i> sp.	+	+	–	+
<i>Gymnodinium</i> sp. ¹	+	–	+	–
Chlorophyta				
<i>Closteriopsis acicularis</i> (Chodat) J.H. Belcher & Swale, 1962	–	–	+	–
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková–Legnerová, 1969	–	–	+	+
<i>Tetrastrum triangulare</i> (Chodat) Komárek, 1974	–	+	+	–
<i>Elakatothrix genevensis</i> (Reverdin) Hindák, 1962	–	–	+	+
Всего видов	8	8	18	13
<i>Беспозвоночные</i>				
Rotifera				
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	–	+	–	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+	+	–	–
Cladocera				
<i>Sida crystallina</i> (Müller, 1776)	–	–	+	–
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (Müller, 1785)	–	+	–	–
<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1864	+	+	+	+
<i>Bosmina longirostris</i> (Müller, 1785)	–	+	+	–
Copepoda				
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	+	+	+
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine, 1820)	–	–	+	–
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	+	+	+	+
<i>Mesocyclops arakhlensis</i> (Aleksseev, 1993)	–	–	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	–	+	+	–
Amphipoda				
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing, 1899	–	+	–	–
Всего видов	4	9	8	5

кабрь). По вертикали высокое содержание фосфатных и нитратных ионов в большей мере регистрировалось в верхних и нижних слоях льда. Активация процессов минерализации органического вещества происходила в период наибольшего нарастания льда, что подтверждается значениями бихроматной окисляемости. Соотношение ПОК/ХПК в среднем соответствовало 29–38 %, что указывает на преобладание свежобразованного органического вещества (см. рис. 3).

Водоросли во льду. Состав водорослей льда включал 22 вида, разновидности и формы, относящихся к 6 отделам: Cyanobacteria, Chrysophyta, Bacillariophyta, Euglenophyta, Dinophyta и Chlorophyta, что составляет 15 % от общего числа таксонов водорослей, обнаруженных в подледной толще воды. Все отмеченные виды водорослей, кроме *Peridinium* sp., являются обычными представителями подледного фитопланктона [Ташлыкова, 2013]. Динофитовая водоросль *Peridinium* sp. отмечалась только в ледовых кернах, в воде она отсутствовала. Постоянными компонентами льда во все периоды исследования являлись диатомовые *Asterionella formosa*, *Handmania comta*, а также *Peridinium* sp. Общее число видов варьировало от 8 до 18 (табл. 2).

Пространственное распределение водорослей во льду было неоднородным. В прибрежье состав водорослей достаточно беден. Наибольшее их скопление отмечалось в нижних слоях льда, где преобладали литоральные диатомеи. Такие виды, как *Navicula radiosa*, *Cymbella turgida*, *Achnanthes lanceolata*, *Gomphonema constrictum* и др., обнаружены преимущественно разрушенными (в виде отдельных створок), целые организмы встречались единично. В верхних слоях кернов присутствовали диатомеи *Asterionella formosa*, *Handmania comta*, а также золотистая водоросль *Chrysococcus rufescens*. На центральной станции в верхних и средних слоях отмечались *A. formosa* и *H. comta*. По мере нарастания льда в нижних слоях, начиная с 60–80 см, преобладала динофитовая водоросль *Peridinium* sp.

На центральной станции в декабре 2009 г. водоросли дифференцировались по вертикали преимущественно в верхних слоях (0–40 см). В феврале–апреле водоросли были сосредоточены по всей толщине льда, при наибольшей их плотности в нижней части льда. В кернах льда, отобранных в прибрежье в 2010–2011 гг., водоросли находились в верхних и средних образцах льда (20–60 см). В 2012 г. водоросли отмечались лишь в нижних слоях ледового керна, у самой кромки воды.

В исследованный период наибольшие значения численности и биомассы водорослей отмечались в 2009–2010 гг. на центральной станции, когда численность изменялась от 0.3 до 158 тыс. кл/л, а биомасса – от 0.4 до 1500 мг/м³. Февральский

максимум (горизонт 60–80 см) был обусловлен обильным присутствием динофитовой водоросли *Peridinium* sp. В 2010–2011 гг. численные показатели водорослей были гораздо ниже, чем в предыдущий период, и колебались от 0.2 до 28.6 тыс. кл/л и от 0.1 до 98.6 мг/м³. Наибольшие скопления водорослей также отмечались в феврале и были обусловлены динофитовыми водорослями. В 2011–2012 гг. их численность варьировала от 0.4 до 33 тыс. кл/л, биомасса – от 0.7 до 1472 мг/м³. В отличие от предыдущих лет исследований, когда максимальные значения численности и биомассы были выявлены на центральной станции, в 2011–2012 гг. наибольшее количество водорослей было обнаружено на прибрежной станции. Низкие значения количественных показателей на всех обследованных станциях отмечались в 2012–2013 гг. Численность в этот период составляла 0.25–14.7 тыс. кл/л, биомасса – 0.8–15.3 мг/м³.

Беспозвоночные во льду. В озерном льду отмечено 12 видов беспозвоночных, из которых 10 – ракообразных, 2 – коловраток. В пробах льда постоянно присутствовали массовые виды подледного зоопланктона: *Daphnia galeata*, *Cyclops vicinus*, *Eudiaptomus graciloides* [Иттигулова, 2013]. В ледяном покрове прибрежья отмечались представители летнего планктона (*Bosmina longirostris*, *Mesocyclops arakhlensis*, *Thermocyclops crassus*) и фитофильные формы (*Sida crystallina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Macrocyclus albidus*). Амфиподы были представлены *Gmelinoidea fasciatus* (см. табл. 2). После протаивания льда два экземпляра этого рачка сохранили жизнеспособность и активно плавали в емкости. Наличие жировых включений в тканях ракообразных (диаптомусы, циклопы) могло указывать на их живое состояние, однако движений рачков в расплаве отмечено не было. Большинство животных находились во льду в неживом состоянии.

Наименьшее видовое богатство гидробионтов отмечено в апреле–мае, наибольшее – в декабре–январе. Число видов в нижних слоях льда было больше, чем в верхних. Прибрежный лед качественно разнообразнее, чем лед из глубоководной части озера.

Обилие ледовых организмов на порядок ниже, чем подледного зоопланктона [Иттигулова, 2013]. Распределение животных во льду характеризовалось пространственно-временной изменчивостью. Самые низкие значения численности (0.03–0.17 тыс. экз./м³) отмечались в многоснежную зиму 2009/10 г. В зимний период 2010/11 г. общая численность колебалась от 0.29 до 3.89 тыс. экз./м³, в 2011/12 г. – от 0.34 до 6.45 тыс. экз./м³. В зимние месяцы численность гидробионтов в центре озера была меньше по сравнению с прибрежьем в 10–17 раз, а в весенние, наоборот, выше в 1.5–3 раза. В глубоководной час-

ти озера численность беспозвоночных возрастала от зимы к весне (от 0.35 до 0.94 тыс. экз./м³), тогда как в прибрежье уменьшалась (от 3.58 до 0.35 тыс. экз./м³). Таким образом, количественный максимум гидробионтов в прибрежной части водоема наблюдался в период наибольшего нарастания ледяного покрытия (декабрь–февраль), минимум – до начала его разрушения (апрель), а в центральной зоне наибольшее количество животных отмечалось в марте–апреле, в зимние же месяцы организмы встречались единично.

По вертикальной зональности основная концентрация беспозвоночных в декабре–январе, как в центре, так и в прибрежье озера, отмечалась в верхних слоях льда (0–40 см). В марте–апреле ракообразные в центре водоема сосредоточивались в нижних горизонтах (80–120 см), в прибрежье – в большей мере в середине и внизу ледяного столба (см. рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Основным компонентом льда оз. Арахлей являлись массовые представители подледного планктона среди диатомовых водорослей и ракообразных. Наибольшее таксономическое разнообразие водорослей и беспозвоночных наблюдалось в начальный период становления ледяного покрова. Исследования байкальского льда показали, что в интерстициальной ледовой воде и в обрастаниях льда в массе встречаются водоросли, коловратки, веслоногие рачки и гаммариды. При этом высокий уровень разнообразия, видового богатства и эндемизма характерен для альгофлоры и коловраток [Тимошкин, 2001]. Кривофильный биотоп появляется в период таяния “черного льда” [Оболкина и др., 2000]. Общее обилие гидробионтов, включенных в лед оз. Арахлей, невелико, поскольку осенне-зимний фито- и зоопланктон также беден. Результаты автофлюоресценции клеток, содержащих фотосинтетические пигменты [Бондаренко и др., 2011], и данные по содержанию хлорофилла *a* [Ташлыкова, Корякина, 2013] свидетельствуют о фотосинтетической деятельности клеток водорослей во льду оз. Арахлей, что отмечается и в других пресноводных экосистемах [Лебедев и др., 1981; Заворуев, 2000].

Видовой состав водорослей во льду исследуемого озера существенно отличался от состава водорослей криофитона других пресных водоемов. Ледовые организмы мезотрофного оз. Арахлей богаче по сравнению с ультраолиготрофным оз. Баянунт [Бондаренко и др., 2011], где основными обитателями льда являлись представители центральных диатомовых и динофитовых водорослей, но беднее в сравнении с эвтрофными урбанизированными водоемами Карелии и Омской области [Сластина и др., 2011; Баженова, Коржова, 2014], где отмечался более разнообразный состав водо-

рослей с доминированием хлорококковых и цианобактерий. Массовыми представителями ледовых водорослей в оз. Арахлей так же, как в морях [Horner, 1976], пресноводных озерах [Оболкина и др., 2000; Felip et al., 1995] и реках [Юрьев, 1992; Frenette et al., 2008], являлись динофитовые и диатомовые. Во льду оз. Арахлей преобладали нано- и пикоформы водорослей в отличие от ледовых сообществ горных озер [Бондаренко и др., 2011; Felip et al., 1995], где присутствовали крупные формы. Исследования показали, что состав ледовых обитателей пресноводных озер и их количественные параметры зависят от структуры льда, объема интерстициальной ледовой воды и химического состава воды [Бондаренко и др., 2011], а также он обусловлен составом подледного фитопланктона, из которого формируется [Сластина и др., 2011; Баженова, Коржова, 2014].

Для беспозвоночных льда оз. Арахлей не характерно высокое разнообразие и обилие коловраток, отмеченное в других пресных озерах. В составе комплекса ассоциированных со льдом организмов по численности и биомассе чаще всего доминировали веслоногие ракообразные, способные, по данным некоторых авторов [Grainger et al., 1985], обитать непосредственно внутри льда. В тканях рачков *Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops vicinus* наблюдались жировые включения, что могло бы указывать на их живое состояние в расплаве. Способность некоторых беспозвоночных оз. Арахлей оставаться живыми после заморзания в лед и сохранять жизнедеятельность после его таяния отмечается и в других работах [Семерной, Горлачев, 1969; Механникова и др., 2009].

Вертикальное распределение водорослей и беспозвоночных характеризовалось их агрегацией в верхнем (0–40 см) и(или) среднем (40–80 см) слоях льда, где и наблюдалась высокая протеолитическая активность. Однако, по данным [Оболкина и др., 2000; Ильяш и др., 2013; Poglazova et al., 2001; Bondarenko et al., 2012], основное скопление гидробионтов в озерах, реках и морях отмечается преимущественно в нижних рыхлых слоях льда у самой кромки воды. Водоросли льда более разнообразны в качественном и количественном отношении в профундальной части оз. Арахлей, беспозвоночные – в литоральной. Пространственная изменчивость является характерной чертой как для арктических, так и для пресноводных льдов [Юрьев, 1992; Тимошкин, 2001; Ильяш и др., 2013; Gosselin et al., 1986; Nozais et al., 2001; Bondarenko et al., 2012] и может быть обусловлена как абиотическими факторами (температура, освещенность, структура и направление нарастания льда и др.), так и природой физико-химических процессов, протекающих во льду [Бордонский и др., 2003].

Попадание организмов планктона и бентоса в лед, возможно, обусловлено вертикальной турбу-

лентной диффузией, генерируемой подледным течением [Верболов, 1979], и механическим захватыванием планктонных организмов, находящихся в данный момент в воде, при образовании первых слоев в ледовую кристаллическую структуру. Намерзание на нижней поверхности льда и приводит к неселективному включению в лед гидробионтов подледного слоя воды [Мельников, 1989]. Активной же колонизации льда оз. Арахлей не наблюдалось. Массовое присутствие динофитовой водоросли *Peridinium* sp. во льду в начале биологической весны, вероятно, связано с ее способностью к смешанному питанию. Возможная причина интенсивного "цветения" этой водоросли во льду – естественное накопление биогенных элементов, увеличение освещенности и начинающееся прогревание воды подо льдом [Бондаренко, 2009].

Высокая солнечная инсоляция, прозрачность льда и незначительная мощность снежного покрова способствуют активизации жизни во льду. Наличие во льду гидролитических ферментов свидетельствует о функционировании гидробионтов, как бактерий и микромицетов, так и организмов планктона, а также о протекающих в нем процессах расщепления полимерных органических веществ и обогащения его моносахарами и минеральными соединениями фосфора и азота. Практически близкие значения показателей активностей протеаз и амилаз верхнего и нижнего горизонтов льда указывают на постепенное поступление органики в ледовую структуру за счет подледной воды, поскольку в системе пор и микротрещин льда в период его начального таяния (март) идет развитие жизни. Уменьшение ферментативной активности в апреле, возможно, объясняется процессом смывания организмов за счет увеличения числа пор во льду, которые начинают пронизывать лед с поверхности до подледной воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав альгофлоры и фауны беспозвоночных льда оз. Арахлей беден и состоит как из вмерзших в лед гидробионтов, так и из гидробионтов подледной воды. Включение в лед организмов происходит за счет постепенного намерзания льда снизу, активной же колонизации льда не наблюдается. Обнаруженные виды являются типичными обитателями планктонной флоры и фауны озера. Водоросли льда наиболее разнообразны и обильны в центральной части озера, беспозвоночные – в прибрежной. Во льду из глубоководной части озера отмечено 18 видов водорослей с наибольшей численностью 158 тыс. кл./л, из литоральной – соответственно 8 видов и 21.56 тыс. кл./л. Состав животных во льду в разных зонах озера был представлен 4 (центр) и 12 (прибрежье) видами. Наибольшая численность составляла 0.44 и 18.67 тыс. экз./м³. Гидробионты стратифициро-

ваны по вертикали преимущественно в верхних и средних горизонтах льда.

По основным структурным характеристикам (таксономический состав, вертикальная зональность, горизонтальная мозаичность и сезонные изменения обилия гидробионтов) ледовая фауна и флора оз. Арахлей имеет сходные черты с сообществами льда других пресноводных водоемов.

Процесс биологического разложения органических веществ во льду оз. Арахлей происходит за счет присутствия живых организмов, продуцирующих гидролитические ферменты. Установленный биохимический процесс разложения веществ белковой и углеводной природы во льду способствует образованию питательных веществ и разложению продуктов жизнедеятельности организмов, что в конечном счете обеспечивает развитие жизни в ледяном покрове. Активация процессов минерализации органического вещества происходит в период наибольшего нарастания льда. Высокое содержание биогенных элементов отмечается в периоды становления и разрушения ледяного покрова.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН А.В. Афонину, П.В. Матафонову, А.П. Куклину, М.Ц. Итигиловой, Б.Б. Базаровой, принимавшим участие в отборе проб льда в экспериментальных условиях.

Работа выполнена в соответствии с темой проекта ФНИ № IX.137.1.1.

Литература

- Андряшев А.П., Грузов Е.Н.** Биологические сообщества у берегов Антарктиды // Наука и человечество. М., Знание, 1974, с. 100–121.
- Andriyashv, A.P., Gruzov, E.N., 1974. Biological communities in offshore Antarctic. Nauka i Chelovechestvo, Znanie, Moscow, p. 100–121.
- Баженова О.П., Коржова Л.В.** Криофитон озера Калач (Омская область) // Сиб. экол. журн., 2014, № 1, с. 61–68.
- Bazhenova, O.P., Korzhova, L.V., 2014. Cryophyton of Lake Kalach (Omsk Oblast). Sibirskiy Ekologichesky Zhurnal, No. 1, 61–68.
- Бондаренко Н.А.** Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озерах горных областей Восточной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Борок, 2009, 46 с.
- Bondarenko, N.A., 2009. The ecology and taxonomic variety of planktonic algae in the lakes of the mountainous regions of Eastern Siberia. Author's Abstract. Doctorate Thesis, Borok, 46 p. (in Russian)
- Бондаренко Н.А., Белых О.И., Томберг И.В. и др.** Ледовые обитатели озер Байкальской рифтовой зоны // Тез. докл. IV конф. геокриологов России (Москва, 7–9 июня 2011 г.). М., Унив. кн., 2011, с. 316–323.
- Bondarenko, N.A., Belykh, O.I., Tomberg, I.V., et al., 2011. Ice inhabitants in the lakes of the Baikal rift zone, in: Summary in Proceedings of the 4th Geocryologists' Conference of Russia (Moscow, June 7–9, 2011), Universitetskaya Kniga, Moscow, p. 316–323.

Бордонский Г.С., Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Тимошкин О.А. Ледовые сообщества Байкала // Природа, 2003, № 7, с. 22–24.

Bordonskiy, G.S., Bondarenko, N.A., Obolkina, L.A., Timoshkin, O.A., 2003. Ice communities of Lake Baikal. Priroda, No. 7, 22–24.

Буллат С.А., Алехина И.А., Липенков В.Я. и др. Клеточные концентрации микроорганизмов в атмосферном и озерном льду керна Восток, Восточная Антарктида // Микробиология, 2009, т. 78, № 6, с. 850–852.

Bulat, S.A., Alekhina, I.A., Lipenkov, V.Ya., et al., 2009. Cellular concentrations of microorganisms in atmospheric and lacustrine ice of the Vostok core, Eastern Antarctica. Mikrobiologiya 78 (6), 850–852.

Верболов В.И. О коэффициентах макротурбулентного обмена в прибрежной зоне Южного Байкала // Течения и диффузии вод Байкала. Л., Наука, 1979, с. 122–132.

Verbolov, V.I., 1979. On coefficients of macroturbulent exchange in the coastal zone of southern Baikal, in: Currents and Diffusion of Baikal Water. Nauka, Leningrad, p. 122–132. (in Russian)

Виноградов М.Е., Мельников И.А. Экосистема арктического дрейфующего льда // Биология Центрального Арктического бассейна. М., Наука, 1980, с. 61–97.

Vinogradov, M.E., Melnikov, I.A., 1980. The Ecosystem of the Arctic Drifting Ice, in: The Biology of the Central Arctic Basin. Nauka, Moscow, p. 61–97. (in Russian)

Заворуев В.В. Динамика концентрации хлорофилла и фотосинтетической активности водорослей во льду пресноводного водоема // Гидробиол. журн., 2000, № 28, с. 47–53.

Zavoruev, V.V., 2000. Dynamics of chlorophyll concentrations and photosynthesis activity of algae in freshwater ice. Gidrobiologicheskii Zhurnal, No. 28, 47–53.

Иванов А.И. Растительные и животные организмы в природных льдах / А.И. Иванов. Хабаровск, Дальнаука, 1995, 51 с.

Ivanov, A.I., 1995. Plants and Animals in Natural Ice. Dalnauka, Khabarovsk, 51 p. (in Russian)

Ильяш Л.В., Житина Л.С., Кудрявцева В.А., Мельников И.А. Сезонная динамика видового состава и биомассы водорослей в прибрежных льдах Кандакшского залива Белого моря // Журн. общей биологии, 2012, № 73 (16), с. 459–470.

Ilyash, L.V., Zhitina, L.S., Kudryavtseva, V.A., Melnikov, I.A., 2012. Seasonal fluctuations in the species composition and the biomass of algae in littoral ice of the Kandalaksha Bay, White Sea. Zhurnal Obshchey Biologii, 73 (16), 459–470.

Ильяш Л.В., Житина Л.С., Колосова Е.Г., Белевич Т.А. Биота льдов Кандакшского залива // Природа, 2013, № 2, с. 102–105.

Ilyash, L.V., Zhitina, L.S., Kolosova, E.G., Belevich, T.A., 2013. The biota of the ice cover of the Kandalaksha Bay. Priroda, No. 2, 102–105.

Итигилова М.Ц. Зоопланктон // Ивано-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2013, с. 159–176.

Itigilova, M.Ts., 2013. Zooplankton, in: Ivanov-Arakhley Lakes at the Turn of the Century (Condition and Dynamics). Publishing House of SB RAS, Novosibirsk, p. 159–176. (in Russian)

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов / И.А. Киселев. Л., Наука, 1969, т. 1, 658 с.

Kiselev, I.A., 1969. The Plankton of Seas and of Continental Watercourses. Nauka, Leningrad, vol. 1, 658 p. (in Russian)

Колосова Е.Г., Житина Л.С., Ильяш Л.В., Мельников И.А. Сезонная динамика видового состава и обилия фауны прибрежных льдов пролива Великая Салма Кандакшского залива Белого моря // Бюл. МОИП, 2013, № 18 (5), с. 23–30.

Kolosova, E.G., Zhitina, L.S., Ilyash, L.V., Melnikov, I.A., 2013. Seasonal fluctuations in the species composition and abundance of the fauna of littoral ice of the Velikaya Salma Straits, Kandalaksha Bay, White Sea. The Bulletin of the Moscow Society of Naturalists, 18 (5), 23–30.

Кондратьева Л.М., Фишер Н.К. Микробиологические исследования льдов рек Амур и Сунгари // Криосфера Земли, 2012, т. XVI, № 1, с. 82–93.

Kondratyeva, L.M., Fisher, N.K., 2012. Microbiological research of the Amur and Songhua rivers. Earth's Cryosphere, XVI (1), 82–93. (in Russian)

Корнеева Г.А., Харченко С.В., Романкевич Е.А. Изучение ферментативного гидролиза казеина в морской воде // Изв. РАН. Сер. биол., 1990, № 6, с. 821–826.

Korneeva, G.A., Kharchenko, S.V., Romankevich, E.A., 1990. The study of the fermentative hydrolysis of casein in sea water. The Bulletin of RAS, biology series, No. 6, 821–826.

Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria) / Л.А. Кутикова. Л., Наука, 1970, 744 с.

Kutikova, L.A., 1970. The Rotifers of the Fauna of USSR (Rotatoria). Nauka, Leningrad, 744 p. (in Russian)

Лебедев Ю.М., Сиротский С.Е., Юрьев Д.Н. Зимний фотосинтез в р. Амур и развитие водорослей в связи с подледными световыми условиями // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, ИГУ, 1981, вып. 1, с. 88–89.

Lebedev, Yu.M., Sirotsky, S.E., Yuryev, D.N., 1981. Winter photosynthesis in the Amur River and Growth of Algae caused by subglacial light conditions, in: Turnover of Matter and Energy in Watercourses. Irkutsk State University, Irkutsk, Iss. 1, p. 88–89.

Мельников И.А. Живой лед // Природа, 1984, № 1 (821), с. 68–77.

Melnikov, I.A., 1984. Live ice. Priroda, No. 1 (821), 68–77.

Мельников И.А. Экосистема арктического морского льда / И.А. Мельников. М., Недра, 1989, 192 с.

Melnikov, I.A., 1989. The Ecosystem of Arctic Sea Ice. Nedra, Moscow, 192 p. (in Russian)

Мельников В.П. К созданию цельного образа криосферы // Криосфера Земли, 2014, т. XVIII, № 4, с. 3–12.

Melnikov, V.P., 2014. On the creation of the integral image of cryosphere. Earth's Cryosphere, XVIII (4), 3–12. (in Russian)

Механикова И.В., Побережная А.Е., Ситникова Т.Я. О вмерзании в лед озера Байкал литоральных беспозвоночных // Зоол. журн., 2009, № 88 (3), с. 259–262.

Mekhannikova, I.V., Poberezhnaya, A.E., Sitnikova, T.Ya., 2009. On ice freezing of littoral invertebrates in Lake Baikal. Zoologicheskii Zhurnal, No. 88 (3), 259–262.

Могильникова Т.А., Полтева А.В., Латковская Е.М. и др. Микроводоросли и гетеротрофные бактерии льда и подледной воды: условия их развития в прибрежных акваториях острова Сахалин // Экологические аспекты освоения нефтегазовых месторождений. Владивосток, Дальнаука, 2009, № 1, с. 129–145.

Mogilnikova, T.A., Polteva, A.V., Latkovskaya, E.M., et al., 2009. Micro algae and heterotrophic bacteria of ice and of subglacial water: the conditions of their development in littoral waters of Sakhalin Island, in: Ecological Aspects of Oil and Gas Field Development. Dalnauka, Vladivostok, No. 1, p. 129–145.

Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорошенко Л.Ф. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Докл. РАН, 2000, т. 371, № 6, с. 815–817.

Obolkina, L.A., Bondarenko, N.A., Doroshenko, L.F., 2000. About finding a cryophilic community in Lake Baikal. Dokl. RAS 371 (6), 815–817.

Обязов В.А. Динамика климатических и гидрологических параметров // Ивано-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2013, с. 42–51.

- Obyazov, V.A., 2013. Dynamics of climatic and hydrological parameters, in: *Ivano-Arakhley Lakes at the Turn of the Century (Condition and Dynamics)*. Publishing House of SB RAS, Novosibirsk, p. 42–51. (in Russian)
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий** / Под ред. С.Я. Цалолыхина. Т. 2: Ракообразные. СПб., Наука, 1995, с. 34–128.
Tsalolikhin, S.Ya. (ed.), 1995. *A Key to Freshwater Invertebrates of Russia and of the Adjacent Territories*, vol. 2. Crustaceans. Nauka, St. Petersburg, p. 34–128. (in Russian)
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши** / Под ред. А.Д. Семенова. Л., Гидрометеиздат, 1977, 540 с.
Semenov, A.D. (ed.), 1977. *Guidelines for Chemical Analysis of the Land Surface Water*. Hidrometeizdat, Leningrad, 540 p. (in Russian)
- Садчиков А.П.** Методы изучения пресноводного фитопланктона / А.П. Садчиков. М., Университет и школа, 2003, 159 с.
Sadchikov, A.P., 2003. *Methods of Studying Freshwater Phytoplankton*. Universitet i Shkola, Moscow, 159 p. (in Russian)
- Семерной В.П., Горлачев В.П.** О нагоне Ивано-Арахлейских озер // Изв. Заб. фил. геогр. о-ва СССР, 1969, т. V, вып. 6, с. 146–151.
Semernoy, V.P., Goralchev, V.P., 1969. About the wind setups of Ivano-Arakhley Lakes. *The Bulletin of the Western branch of the Geographical Society of USSR*, vol. V (6), 146–151.
- Сластина Ю.Л., Комулайнен С.Ф., Потахин М.С., Ключкова М.А.** Структура криофитона в озерах города Петрозаводска // Тр. Карельского науч. центра РАН, 2011, № 4, с. 138–141.
Slastina, Yu.L., Komulainen, S.F., Potakhin, M.S., Klochkova, M.A., 2011. The structure of cryophyton in the lakes of Petrozavodsk, in: *Proceedings of the Karelian science center of RAS*, No. 4, p. 138–141.
- Ташлыкова Н.А.** Годовая и многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона // Ивано-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2013, с. 105–115.
Tashlykova, N.A., 2013. The annual and perennial dynamics of the amount of biomass of phytoplankton, in: *Ivano-Arakhley Lakes at the Turn of the Century (Condition and Dynamics)*. Publishing House of SB RAS, Novosibirsk, p. 105–115.
- Ташлыкова Н.А., Корякина Е.А.** Водоросли ледовых сообществ озера Арахлей // Там же, с. 139–142.
Tashlykova, N.A., Koryakina, E.A., 2013. The Algae of the ice communities of Lake Arakhley, in: *Ivano-Arakhley Lakes at the Turn of the Century (Condition and Dynamics)*. Publishing House of SB RAS, Novosibirsk, p. 139–142.
- Тимошкин О.А.** Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и “экзотические” сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск, Наука, 2001, т. 1, кн. 1, с. 16–73.
Timoshkin, O.A., 2001. *Lake Baikal: Variety of Fauna, Problems of its Immiscibility and Origin, Ecology and ‘Exotic’ Communities*, in: *A List of Fauna of Lake Baikal of its Catch Basin with Summaries*. Nauka, Novosibirsk, vol. 1 (1), p. 16–73.
- Топачевский А.В., Масык Н.П.** Методы сбора и изучения водорослей // Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев, Вища шк., 1984, с. 61–78.
Topachevsky, A.V., Masyuk, N.P., 1984. *Methods of Collecting and Studying Algae*, in: *Freshwater Algae of Ukrainian SSR*. Vyssha Shkola, Kyiv, p. 61–78.
- Тополов А.А.** Донное газообразование в озерах Забайкалья / А.А. Тополов. Новосибирск, Наука, 1991, 79 с.
Topolov, A.A., 1991. *Benthic Gas Formation in the Lakes of Transbaikalia*. Nauka, Novosibirsk, 79 p. (in Russian)
- Шкундина Ф.Б.** Подледные и ледовые сообщества водорослей // Гидробиол. журн., 1988, № 24 (6), с. 15–18.
Shkundina, F.B., 1988. Subglacial and glacial communities of algae. *Gidrobiologicheskii Zhurnal*, No. 24 (6), 15–18.
- Юрьев Д.Н.** Экология ледовых водорослей Нижнего Амура и их роль в экосистеме: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992, 24 с.
Yuryev, D.N., 1992. *The ecology of ice algae of the Lower Amur River and their role in the ecosystem*. Author’s Abstract. Candidate Thesis, Moscow, 24 p.
- Bondarenko, N.A., Belykh, O.I., Golobokova, L.P., et al.** Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of lake Baikal // *J. Microbiol.*, 2012, No. 50 (1), p. 8–16.
- Ewert, M., Deming, J.W.** Sea ice microorganisms: environmental constraints and extracellular responses // *Biology*, 2013, No. 2, p. 603–628.
- Felip, M., Sattler, B., Catalan, J.** Highly active microbial communities in the ice and snow cover of high mountain lakes // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1995, vol. 61 (6), p. 2394–2401.
- Frenette, J.-J., Thibeault, P., Lapierre, J.-F., Hamilton, P.B.** Presence of algae in freshwater ice cover of fluvial Lac Saint-Pierre (St. Lawrence river, Canada) // *J. Phycol.*, 2008, No. 44, p. 284–291.
- Garrison, D.L., Gibson, A., Coale, S.L., et al.** Sea-ice microbial communities in Ross Sea: autumn and summer biota // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2005, vol. 30 (16), p. 39–52.
- Gosselin, M., Legendre, L., Therriault, J.-C., et al.** Physical control of the horizontal patchiness of sea-ice microalgae // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1986, vol. 29, p. 289–298.
- Gradinger, R.** Integrated abundances and biomass of sympagic meiofauna from Arctic and Antarctic pack ice // *Polar Biol.*, 1999, vol. 22 (3), p. 169–177.
- Grainger, E.N., Mohammed, A.A., Lovrity, J.E.** The sea ice fauna of the Frobisher Bay, Arctic Canada // *Arctic*, 1985, vol. 38, p. 23–30.
- Guiry, M.D., Guiry, G.M.** *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, Galway, National Univ. Ireland, 2014. – URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 01.12.2013).
- Horner, R.A.** Sea ice organism // *Oceanography and Marine Biology: An Ann. Rev.*, 1976, vol. 14, p. 167–182.
- Juhl, A.R., Krembs, C., Meiners, K.M.** Seasonal development and differential retention of ice algae and other organic fractions in first-year Arctic sea ice // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2011, vol. 436, p. 1–16.
- Legendre, L., Ackley, S.F., Dieckmann, G.S., et al.** Ecology of sea ice biota. 2. Global significance // *Polar Biol.*, 1992, vol. 12, p. 429–444.
- Nozais, C., Gosselin, M., Michel, C., Tita, G.** Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2001, vol. 217, p. 235–250.
- Okolodkov, Y.B.** Cryopelagic flora of the Chukchi, East Siberian and Laptev seas // *Proc. of the NIPR Symposium on Polar Biology*. Japan, Tokyo, National Inst. of Polar Research, 1992, vol. 5, p. 28–43.
- Poglavova, M.N., Mitskevich, I.N., Abyzov, S.S., Ivanov, M.V.** Microbiological characterization of the accreted ice of subglacial lake Vostok, Antarctica // *Microbiology*, 2001, vol. 70, No. 6, p. 723–730.
- Salonen, K., Leppäranta, M., Viljanen, M., Gulati, R.D.** Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes // *Aquatic Ecology*, 2009, vol. 43, p. 609–616.
- Thomas, D.N., Dieckmann, G.S.** Antarctic sea ice – a habitat for extremophiles // *Science*, 2002, vol. 295, p. 641–644.

Поступила в редакцию
31 декабря 2015 г.