

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.5

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
ФИТОПЛАНКТОНА В оз. БАЙКАЛ В ПЕРИОД ПОЗДНЕГО ЛЕТА.
I. ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ И ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА

© 2020 г. Л. С. Крашчук^а, *, С. В. Шимараева^а, Е. А. Зилов^а

^аНаучно-исследовательский институт биологии Иркутского государственного университета, Иркутск, Россия

*e-mail: Krashchuk@gmail.com

Поступила в редакцию 17.07.2018 г.

После доработки 23.10.2018 г.

Принята к публикации 27.11.2018 г.

Приведены результаты изучения температуры воды и численности фитопланктона в разных районах оз. Байкал по данным пятнадцати экспедиций, проводившихся в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. Проанализированы пространственное распределение и межгодовая динамика численности фитопланктона. Показано, что общая численность фитопланктона в период позднего лета высока. Ее среднее многолетнее значение для всей открытой части озера достигает 532 ± 17 тыс. кл./л. В Южном Байкале более высокой средней численностью фитопланктона выделяется западное побережье, в Среднем и Северном Байкале – восточное. Не выявлено значительных различий между котловинами озера по уровню развития позднелетнего фитопланктона. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной, средней и северной котловинах различается лишь в ≤ 1.2 раза, но в средней котловине она достоверно выше, чем в северной. В многолетней динамике не зарегистрировано значимого повышения численности позднелетнего фитопланктона ни в одном из районов озера. Зависимость общей численности фитопланктона от температуры воды слабая, коэффициенты корреляции между среднегодовыми значениями этих показателей ≤ 0.50 .

Ключевые слова: температура воды, фитопланктон, многолетняя динамика численности, Байкал

DOI: 10.31857/S0320965220010106

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводное оз. Байкал – самое глубокое и большое по объему водных масс озеро. Для разработки и реализации эффективных мер по сохранению и разумному использованию природных богатств озера необходимы разносторонние и глубокие знания о нем (Байкаловедение, 2012). Фитопланктон считается исходным компонентом трофической цепи и основным продуцентом органического вещества в глубоководных озерах (как и в Мировом Океане). Из всех компонентов водной экосистемы он наиболее чутко реагирует на происходящие в водоеме изменения условий среды, поскольку водоросли часто выступают в качестве тонкого биологического индикатора и могут фиксировать незначительные изменения в экосистеме, не обнаруживаемые другими методами исследований (Поповская, 1991). Наиболее достоверную информацию о состоянии фитопланктона дает анализ длительных рядов гидробиологических наблюдений.

Еще в 70-е годы в НИИ биологии при Иркутском госуниверситете (НИИ биологии при ИГУ) была создана гидробиологическая информаци-

онная система состояния планктонного сообщества оз. Байкал, получившая высокую оценку специалистов в области экологии. Шитиков и др. (2005) называют “классикой жанра” работы по созданию гидробиологической информационной системы оз. Байкал, осуществляемые, начиная с 70-х гг., Иркутским государственным университетом совместно с институтами СО РАН. Разработанная база данных характеризуется продуманной организацией компьютерной обработки результатов режимных наблюдений фитоценозов и нанопланктонных сообществ на протяжении длительного периода времени (динамические ряды >50 лет). Накопленный массив данных по “Точке № 1” (район пос. Большие Коты) не имеет себе равных как по долговременности наблюдений (на 20–30 лет длиннее любых других аналогичных рядов наблюдений), так и по разрешению (30–50 отборов проб в год по сравнению с обычными 5–12 отборами). Так, аналогичные долготлетние исследования на оз. Мичиган начались в 1957 г. и основывались на взятии проб один раз в два месяца (сейчас ежемесячно), исследования на оз. Киннерет проводятся с 1967 г., Женевском

озере — с 1974 г. (ежемесячно) (Kalf, 2002); Schwoerbel, Brendelberger, 2005; Wetzel, 2001).

Полученные в ходе мониторинга материалы имеют значение для международного научного и экспертного сообщества. В особенности они необходимы при принятии таких решений, как формирование глобальной и региональной политики в области климатических изменений, планировании и организации мероприятий по сбалансированному природопользованию и охране окружающей среды.

Состояние планктонных сообществ оз. Байкал — не только ключевой показатель всей сложной экосистемы этого озера, но и важнейший индикатор состояния биосферы всей планеты.

В последние годы растет количество сообщений о выявлении во многих водных экосистемах явных тенденций направленных изменений, связанных с изменением климата и ростом антропогенной нагрузки. Во многих озерах отмечены изменения гидрофизического и гидрохимического характера: повышение температуры воды, увеличение объема эпилимниона, удлинение сроков прямой стратификации, сокращение времени ледового сезона, снижение концентрации кислорода и рост концентрации фосфора в гипolimнионе (Kraemer et al., 2015; Kraemer et al., 2017; O'Reilly et al., 2015; Schwoerbel, Brendelberger, 2005). По данным за 1977–2003 гг., (Izmest'eva et al., 2016) в оз. Байкал выявлены изменения физических и биологических параметров в период позднего лета. Показано, что температура поверхностного слоя воды озера возросла на 2.0°C, численность двух видов зоопланктона и содержание хлорофилла *a* — на 46%. Однако тренды повышения этих показателей достоверны только в отдельных котловинах озера. Например, тренд повышения содержания хлорофилла *a* значим только в южной котловине озера. Предполагается, что выявленные изменения в открытых водах оз. Байкал связаны с потеплением. Признаки эвтрофирования во всех трех котловинах озера не отмечены.

Изменения общей численности фитопланктона по всей акватории оз. Байкал в период позднего лета в последние два десятилетия в литературе не обсуждались.

Цель работы — проанализировать пространственное распределение и межгодовую динамику общей численности фитопланктона во всех котловинах оз. Байкал и выявить связь численности с температурой воды в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. В последующих статьях будут подробно рассмотрены изменения видового состава и биомассы фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сотрудники НИИ биологии ИГУ осуществляют многолетние исследования фитопланктона оз. Байкал. Регулярные круглогодичные наблюдения за планктоном на стационарной “Точке № 1” в районе пос. Большие Коты дополняют периодические съемки по всей акватории озера, начатые М.М. Кожовым в 1948 г. Разработанная им схема отбора проб в дальнейшем послужила основой для организации мониторинга на оз. Байкал. В отдельные годы в зависимости от конкретных практических задач сборы проводили по расширенной сетке станций. В 1994 г. О.М. Кожова разработала постоянный список разрезов и станций, включающих 20 стандартных разрезов и 69 станций в южной, средней и северной котловинах озера.

Материал для настоящей работы получен в пятнадцати экспедициях, проходивших в конце августа—сентябре 1994–1998, 2000–2006, 2009, 2012 и 2013 гг. Работы проводили на научно-исследовательском судне “Профессор М.М. Кожов” на стандартных разрезах, охватывающих весь Байкал. Станции располагались на середине разреза и в прибрежных районах на расстоянии 1.5–2 км от каждого берега (рис. 1). Пробы фитопланктона отбирали батометром Молчанова из поверхностного слоя воды и глубины 10 м, фиксировали раствором Утермеля и обрабатывали счетным методом по стандартной методике (Кожова, Мельник, 1978). Всего ~1900 проб. В их обработке принимали участие сотрудники Н.А. Заусаева, Т.И. Романенко, Г.С. Святенко, С.В. Александрова, Г.И. Кобанова.

Одновременно с отбором проб фитопланктона измеряли температуру воды встроенным в батометр ртутным термометром.

Впадина озера разделена на три хорошо разграниченные друг от друга части: южную, среднюю и северную. Южная часть, начинаясь от южной оконечности озера, простирается до района дельты р. Селенги. Максимальная глубина южной впадины >1400 м. Мелководная часть оз. Байкал против дельты р. Селенги известна в литературе под названием “Селенгинское мелководье”. Средняя впадина озера наиболее глубокая, ограничена с юга Селенгинско-Бугудельской подводной возвышенностью, с севера — подводным Академическим хребтом. Максимальные глубины средней впадины достигают >1600 м. К северу от Академического хребта расположена северная часть впадины с глубинами ≤890 м, она простирается до северной оконечности озера. Байкальская впадина ассиметрична. Ее склоны восточного сектора относительно пологие, западного — очень крутые (Кожов, 1972).

Для каждой станции рассчитаны средние значения температуры воды и численности фито-

планктона в слое 0–10 м по двум пробам, одна из которых отобрана с поверхности воды, другая – с глубины 10 м. Во всех котловинах озера выделены по три района – середина (пелагиаль) и два прибрежных (у западного и у восточного берегов). Для каждого района рассчитаны средние значения численности фитопланктона и температуры воды по всем, входящим в них, станциям. Общая численность фитопланктона приведена без учета пикопланктона (<2 мкм³ объема клетки).

Достоверность различий между средними значениями выборок оценивали с помощью *t*-критерия на 5%-ном уровне. Для проверки временного ряда на наличие тренда использовали знаковый критерий Кокса и Стюарта и фазо-частотный критерий Валлиса и Мура (Закс, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Температура воды. Данные получены в период летнего прогрева и последующего охлаждения воды. Средняя температура воды в слое 0–10 м колеблется от 3.9 до 18.5°C, средняя для всех исследованных районов – $11.4 \pm 0.1^\circ\text{C}$ с коэффициентом вариации C_v 23%.

Для пространственного распределения температуры воды характерно уменьшение степени прогрева поверхностных вод от берегов к центру озера. В период наших наблюдений во всех трех котловинах средняя многолетняя температура воды понижается от берегов к центру озера на 0.2–2.4°C. У восточного берега средняя температура воды на 0.3–0.7°C выше, чем у западного (табл. 1). В отдельные годы наблюдается иная картина, вероятно, определяемая разными погодными условиями в период отбора проб. В 2001–2004 гг. в Среднем Байкале в пелагиали температура воды во время отбора проб превышала таковую прибрежных вод у западного берега, что также может быть связано с влиянием вод р. Селенги. В Северном Байкале в 2005 г. и 2012 г. средняя температура у восточного берега была на >2°C ниже, чем в пелагиали и у западного берега.

Во всех районах озера наблюдаются межгодовые колебания температуры верхнего слоя воды (рис. 2–4). Для оценки значимости этих колебаний сравнили средние значения температуры за каждый год наблюдений со средним многолетним значением температуры воды для каждого района озера (данные по температуре в 1995 г. отсутствуют). Годы, когда температура воды в озере была значимо выше ее среднего многолетнего значения ($p \leq 0.05$), отнесены к теплым годам, когда значимо ниже ($p \leq 0.05$), – к холодным. Оказалось, что теплые или холодные годы часто не совпадали не только в разных котловинах озера, но и в разных районах одной котловины.



Рис. 1. Карта-схема расположения станций (кружки) по акватории оз. Байкал. Пунктирными линиями обозначены границы котловин.

В Южном Байкале среднегодовая температура воды в пелагиали в 10 годах из 14 достоверно не отличалась от среднего многолетнего значения температуры. К теплым годам отнесены 1994, 1997 гг., к холодным – 2003, 2013 гг.

Межгодовая изменчивость температуры воды у берегов Южного Байкала более выражена, чем в пелагиали. Температура воды у берегов на уровне ее среднего многолетнего значения отмечалась реже, чем в пелагиали – в четырех годах наблюдений у западного берега и пяти у восточного берега. Теплых лет у берегов зарегистрировано больше, чем в пелагиали – шесть у западного берега и пять у восточного берега. Таковыми были 1994, 1997, 1998 (только у западного берега), 2002, 2005, 2009 (только у восточного берега) и 2012 (только у западного берега) годы. Холодных лет у западного и восточного берегов также отмечено больше, чем в пелагиали – по четыре года. К ним отнесены 1996 г. (только у западного берега), 2000 (только у восточного берега), 2003, 2004, 2006 гг.

В Среднем Байкале среднегодовая температура воды в пелагиали достоверно не отличалась от среднего многолетнего значения температуры в по-

Таблица 1. Температура воды и численность фитопланктона в слое 0–10 м в разных районах оз. Байкал в периоды 1994–1998, 2000–2006, 2009, 2012 и 2013 гг.

Район	Температура, °С			Численность, тыс. кл./л			
	средняя	min–max	C_v , %	число проб	средняя	min–max	C_v , %
Южная котловина							
Пелагиаль	10.7 ± 0.2	5.8–16.5	20	176	490 ± 47	40–2359	90
У западного берега	12.4 ± 0.3	4.8–18.5	21	176	641 ± 63	54–3473	92
У восточного берега	13.1 ± 0.2	7.7–18.0	17	210	491 ± 32	77–1348	66
Вся котловина	12.1 ± 0.2	4.8–18.5	21	562	538 ± 27	40–3473	86
Средняя котловина							
Пелагиаль	11.4 ± 0.3	6.7–16.4	20	176	496 ± 52	39–2906	97
У западного берега	11.6 ± 0.3	6.8–15.5	18	146	477 ± 50	58–2077	89
У восточного берега	12.3 ± 0.2	6.7–16.6	18	240	697 ± 75	54–6170	118
Вся котловина	11.8 ± 0.1	6.7–16.6	19	562	577 ± 39	39–6170	112
Северная котловина							
Пелагиаль	10.3 ± 0.2	5.5–15.7	23	238	410 ± 31	56–2474	83
У западного берега	10.5 ± 0.2	3.9–16.2	22	294	456 ± 32	4–2171	84
У восточного берега	10.8 ± 0.3	4.3–16.6	29	242	629 ± 58	16–5157	101
Вся котловина	10.5 ± 0.1	3.9–16.6	25	774	496 ± 24	4–5157	96
Все озеро							
Пелагиаль	10.8 ± 0.1	5.5–16.5	22	590	459 ± 24	39–2906	91
У западного берега	11.3 ± 0.2	3.9–18.5	22	616	514 ± 27	4–3473	91
У восточного берега	12.0 ± 0.2	4.3–18.0	23	692	611 ± 35	16–6170	106
Все озеро	11.4 ± 0.1	3.9–18.5	23	1898	532 ± 17	4–6170	99

Примечание. C_v – коэффициент вариации.

ловине лет наблюдений (в семи годах из 14). К теплым годам отнесены три года (2001, 2002 и 2005), к холодным – четыре (1996, 2004, 2009 и 2013).

Межгодовая изменчивость температуры воды у восточного и западного берегов Среднего Байкала различалась. У восточного берега, как и в пелагиали, температура воды была на уровне ее среднего многолетнего значения в большинстве лет наблюдений (в восьми годах). Более прогретые воды отмечены в трех годах наблюдений (в 1997, 2001 и 2002), более холодные – также в трех годах (в 1996, 2006 и 2013 гг.). У западного берега с одинаковой частотой наблюдали холодные, теплые и средние по степени прогрева воды годы. Так, температура воды не отличалась от среднего многолетнего значения в пяти годах наблюдений, была выше средней многолетней температуры – также в пяти годах (1998, 2000, 2002, 2005, 2012), ниже – в четырех годах (1996, 2004, 2006, 2013 гг.).

В Северном Байкале среднегодовая температура воды в пелагиали достоверно не отличалась от среднего многолетнего значения в шести годах из 14. К теплым годам отнесены три года (1997, 1998, 2001), к холодным – пять лет (1994, 1996, 2006, 2009, 2013).

Межгодовая изменчивость температуры воды у западного и восточного берегов Северного Байкала различалась. У западного берега, как и в пелагиали, преобладали годы с температурой воды, близкой к средней многолетней (семь лет). Также выделены три теплых (1997, 1998, 2000) и четыре холодных года (1996, 2006, 2009, 2013). Восточный берег отличался от других районов озера преобладанием лет с холодной водой (1994, 1996, 2005, 2006, 2012, 2013). Здесь их было больше, чем с температурой воды, близкой к средней многолетней. К теплым отнесены пять лет (1997, 1998, 2001, 2003, 2004), т.е. больше, чем в пелагиали и у западного берега. Район, прилегающий к восточному берегу Северного Байкала, выделялся самой высокой вариабельностью температуры воды, о чем свидетельствует и наибольший C_v (табл. 1).

Таким образом, в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. почти во всех районах оз. Байкал преобладали годы с температурой воды, не отличающейся от средних многолетних значений, либо почти одинаково часто отмечены годы с разным уровнем прогрева воды. Только для восточного берега Северного Байкала были характерны холодные годы.

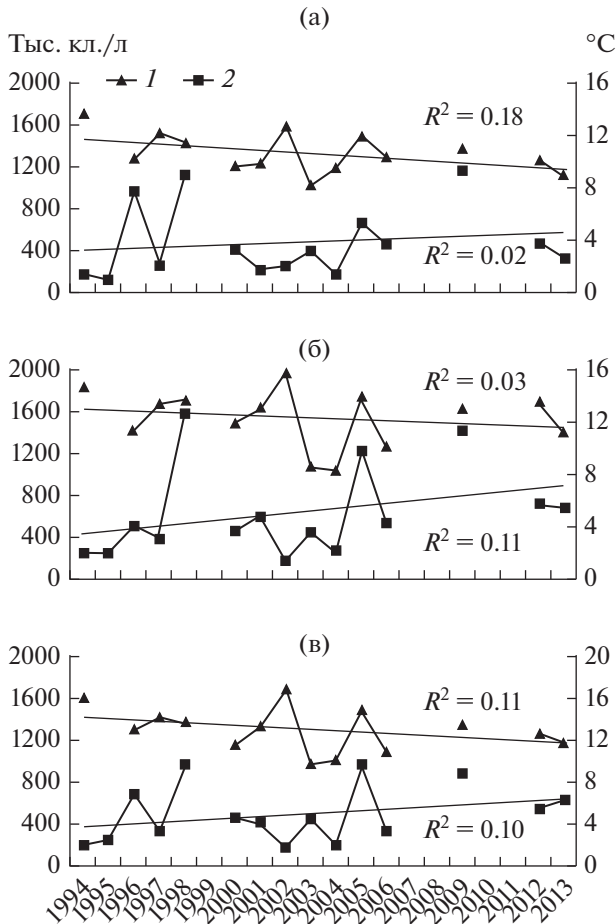


Рис. 2. Межгодовая динамика температуры воды (1, °C) и общей численности фитопланктона (2, тыс. кл./л) в слое воды 0–10 м в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов Южного Байкала в период позднего лета.

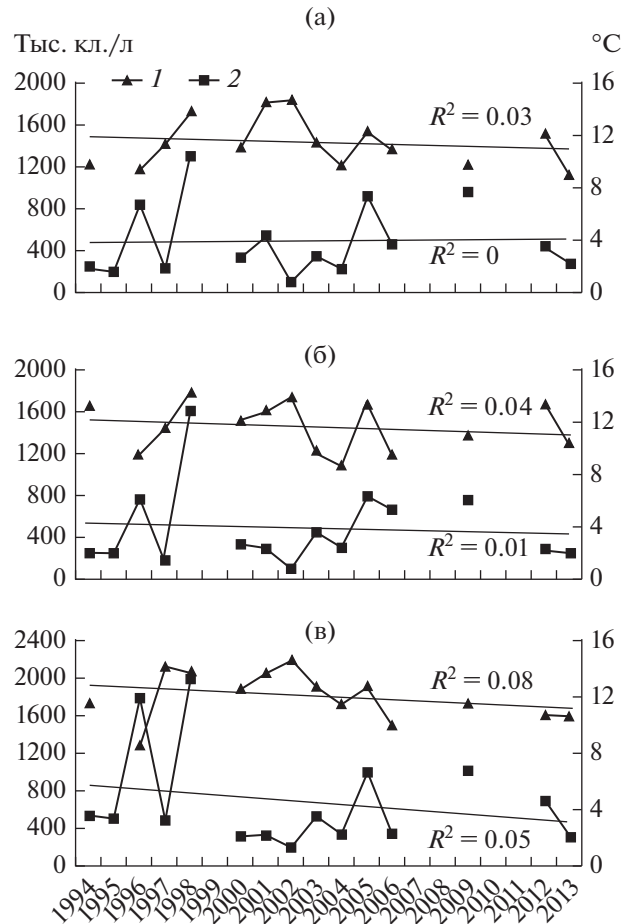


Рис. 3. Межгодовая динамика температуры воды (1, °C) и общей численности фитопланктона (2, тыс. кл./л) в слое воды 0–10 м в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов Среднего Байкала в период позднего лета.

В многолетней динамике с 1994 г. по 2013 г. ни в одном из районов озера не обнаружены отчетливые тренды повышения среднегодовой температуры воды. Более того, прослеживается тенденция понижения средней температуры воды, наиболее заметная в пелагиали, у восточного берега Южного Байкала и у обоих берегов Северного Байкала. Однако проверка с использованием критерия Кокса и Стюарта и критерия Валлиса и Мура (Закс, 1976) показывает, что во всех районах тренды понижения температуры статистически незначимы.

Общая численность фитопланктона. В исследованный период численность фитопланктона в слое 0–10 м колебалась в широких пределах – от 4 до 6170 тыс. кл./л. Среднее значение для всей акватории озера за пятнадцать лет было 532 ± 17 тыс. кл./л с коэффициентом вариации C_v 99%.

Пространственное распределение общей численности фитопланктона неравномерное. В каж-

дой из котловин озера выделяется более богатый фитопланктоном район. По средним многолетним данным (табл. 1) в Южном Байкале численность фитопланктона у западного берега достоверно выше (в 1.3 раза), чем в пелагиали и у восточного берега, которые между собой почти не различаются.

Если рассмотреть распределение фитопланктона по акватории южной котловины в годы исследования, то наиболее часто численность водорослей уменьшается от берегов к пелагиали. При этом у западного берега численность либо выше (в семи из 15 лет), либо такая же, как у восточного берега (в трех годах). Реже наблюдается иное распределение фитопланктона, т.е. численность фитопланктона уменьшается от западного к восточному берегу (в трех годах) либо она максимальна в пелагиали и убывает к берегам (в двух годах).

В Среднем Байкале более обильным развитием фитопланктона выделяется район у восточно-

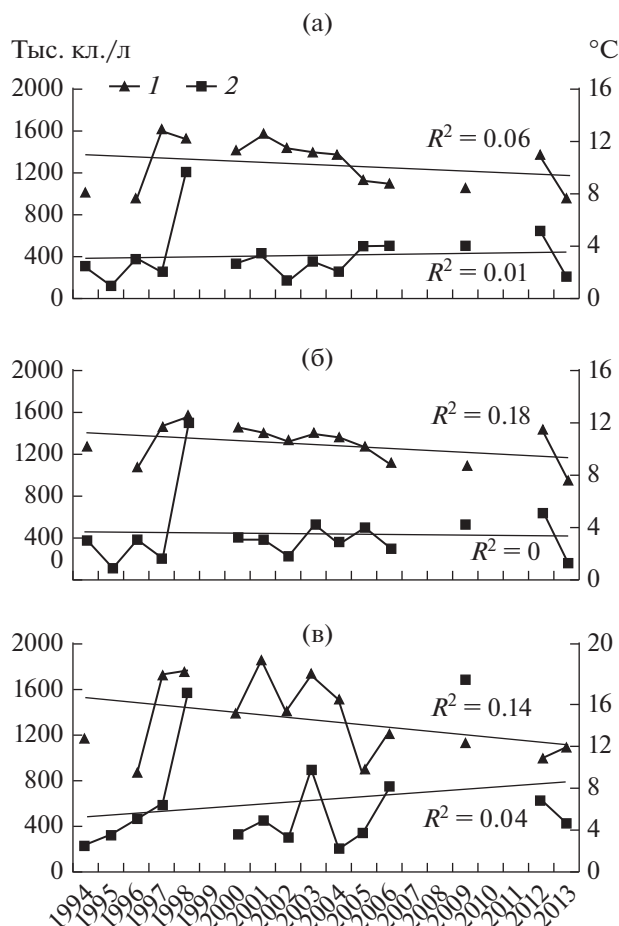


Рис. 4. Межгодовая динамика температуры воды (1, °C) и общей численности фитопланктона (2, тыс. кл./л) в слое воды 0–10 м в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов Северного Байкала в период позднего лета. Обозначения, как на рис. 2.

го берега, что обусловлено обширным Селенгинским мелководьем и влиянием самого крупного притока р. Селенги. Средняя многолетняя численность фитопланктона в нем достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега (табл. 1). В пелагиали этот показатель немного больше, чем у западного берега, но различия статистически незначимы. Наблюдаемое пространственное распределение водорослей в средней котловине озера характерно для большинства лет наблюдений. Только в один год (2001) численность фитопланктона в пелагиали была выше, чем у берегов.

В Северном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у восточного берега достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега. Пелагиаль характеризуется как наименее продуктивный район, хотя различия средних значений численности в пелагиали и у западного берега недостоверны. Анализ про-

странственного распределения фитопланктона по акватории северной котловины озера в годы исследования показывает, что наиболее часто численность водорослей уменьшается от берегов к пелагиали (в 7 из 15 лет), при этом у восточного берега она выше, чем у западного. Реже численность фитопланктона убывает от западного к восточному берегу (в четырех годах), либо от восточного к западному берегу (в двух годах), либо распределение водорослей по акватории относительно однородно (в двух годах).

Таким образом, по количественному развитию фитопланктона в Южном Байкале выделяется западное побережье, в Среднем и Северном Байкале – восточное побережье. Средняя многолетняя численность фитопланктона в этих районах высока и составляет >600 тыс. кл./л (табл. 1).

Сравнение котловин озера в целом без районирования показывает, что за период наших исследований наиболее продуктивен Средний Байкал (табл. 1). Средняя многолетняя численность фитопланктона в этой котловине (577 тыс. кл./л) достоверно выше, чем в Северном Байкале (в 1.2 раза). Южный Байкал по численности фитопланктона занимает промежуточное положение между средней и северной котловинами. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной котловине немного ниже (в 1.1 раза), чем в средней котловине, но выше (в 1.1 раза), чем в северной, хотя эти различия статистически незначимы.

Межгодовые колебания численности фитопланктона сходны в пределах каждой котловины только в самых общих чертах и проявляются в чередовании лет с разной продуктивностью вод озера (рис. 2–4). Водные массы отнесены к высокопродуктивным, если средняя годовая численность фитопланктона значимо выше ($p \leq 0.05$) средней многолетней для данного района, малопродуктивным – значимо ниже ($p \leq 0.05$) средней многолетней для данного района, среднепродуктивным – достоверно не отличается ($p > 0.05$) от средней многолетней для данного района. Проведен анализ соотношения лет с разным уровнем продуктивности вод в разных районах каждой котловины озера.

Районы южной котловины отнесены к высокопродуктивным в 1996, 1998 и 2009 гг. в пелагиали и в 1998, 2005 и 2009 гг. – у берегов. Максимальная для южной котловины средняя численность фитопланктона (1.6 млн кл./л) зарегистрирована у западного берега в 1998 г., в 2009 г. она была почти такой же высокой (1.4 млн кл./л). Малой продуктивностью отличались все районы в 1994, 1995, 1997, 2002, 2004 гг., а также пелагиаль в 2001, 2013 гг. и восточный берег в 2006 г. В остальные годы южная котловина была среднепродуктивной (пять лет в пелагиали, семь – у западного берега, шесть лет – у восточного).

В средней котловине высокая продуктивность вод зарегистрирована у восточного берега в 1998, 2005 и 2009 гг. Наиболее интенсивное развитие планктонных водорослей отмечено в 1998 г., когда их средняя численность достигала 2 млн кл./л. Высокая средняя численность фитопланктона была и в 1996 г., но она достоверно не отличалась от средней многолетней из-за большого разброса численности на отдельных станциях. В районе Селенгинского мелководья на станции, расположенной против протоки Усть-Харауз, также в 1996 г. зарегистрирована наибольшая за весь период наблюдений общая численность фитопланктона — >6 млн кл./л.

Другие районы этой котловины озера отнесены к высокопродуктивным в 1998 и 2005 гг. в пелагиали и в 1996 и 1998 гг. у западного берега. Низкой продуктивностью выделялся период с 2000 по 2004 гг., лишь пелагиаль в 2001 г. и район у западного берега в 2003 г. были среднепродуктивными. Также воды были малопродуктивными в 1994, 1995 и 1997 гг. в пелагиали и у западного берега и в 2013 г. во всех районах котловины. Таким образом, в средней котловине преобладали годы с низкой продуктивностью (восемь лет в пелагиали и по семь — у берегов).

В северной котловине зарегистрированы схожие межгодовые изменения численности фитопланктона в пелагиали и у западного берега. Высокопродуктивными воды в этих районах были два года (1998 и 2012 гг.), малопродуктивными — пять лет (1995, 1997, 2002, 2004, 2013 гг. в пелагиали; 1995, 1997, 2002, 2006, 2013 гг. у западного берега). Преобладали годы, когда численность фитопланктона не отличалась от средней многолетней для данных районов (по восемь лет). У восточного берега высокая продуктивность воды отмечена в 1998 г. и 2009 г., когда численность фитопланктона достигала 1.7 млн кл./л, максимальной для северной котловины величины. Малопродуктивными воды у восточного берега были шесть лет (1994, 1995, 2000, 2002, 2004, 2005 гг.), среднепродуктивными — семь.

Таким образом, в период с 1994 по 2013 гг. во всех трех котловинах оз. Байкал низкую численность фитопланктона регистрировали чаще, чем высокую. Более чем в половине лет наблюдений воды Южного Байкала характеризуются как мало-, либо среднепродуктивные, в Среднего Байкала — малопродуктивные, Северного Байкала — среднепродуктивные. Высокий или, напротив, низкий уровень развития фитопланктона одновременно во всех котловинах Байкала встречался редко. В рассматриваемый период по всей акватории высокая численность фитопланктона отмечена только в 1998 г., низкая — только в 2002 г. В эти годы средняя численность фитопланктона различалась в разных районах озера в 4–15 раз.

В многолетней динамике общей численности фитопланктона с 1994 г. по 2013 г. положительные тренды среднегодовых значений выявлены в Южном Байкале, наиболее заметные у берегов (рис. 2), но статистически незначимые. В остальных районах озера тренды повышения численности фитопланктона не обнаружены. В Среднем Байкале у восточного берега, напротив, прослеживается тенденция снижения численности фитопланктона.

Зависимость общей численности фитопланктона от температуры воды в большинстве районов озера положительная, но очень слабая. Наибольшие коэффициенты корреляции между среднегодовыми значениями этих показателей у западного берега были 0.21 в Южном Байкале, 0.16 в Среднем Байкале и 0.49 в Северном Байкале. В Среднем Байкале у восточного берега зарегистрирована отрицательная связь общей численности с температурой воды (коэффициент корреляции равен -0.23).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фитопланктон оз. Байкал изучают >100 лет. По изменчивости качественных и количественных показателей состояния фитопланктона и температурных условий накоплен большой объем данных (Антипова, 1963, 1974; Антипова, Кожов, 1953; Кожова, Кобанова, 1974; Мейер, 1930; Поповская, 1977, 1991; Яснитский и др., 1924). Фитопланктон по всей акватории озера наряду с НИИ биологии ИГУ исследуется Лимнологическим институтом СО РАН с 1964 г., но преимущественно в весенний период (Вотинцев и др., 1975; Поповская, 1977, 1991; Поповская и др., 2015).

Ранее по результатам наблюдений с 1977 г. по 2003 г. выявлено повышение температуры у поверхности воды в позднелетний период в среднем на 2.0°C по всей акватории озера, но значимое только в двух котловинах озера — средней и северной (Izmet'seva et al., 2016). Данные наших наблюдений с 1994 г. по 2013 г. не подтверждают устойчивого повышения температуры воды в озере в период позднего лета. Ни в одном из районов озера не выявлено значимых трендов повышения среднегодовой температуры воды. Во всех районах оз. Байкал в большинстве лет температура воды не отличалась от средних многолетних значений либо почти одинаково часто отмечались годы с разным уровнем прогрева воды.

Позднелетний фитопланктон в количественном отношении довольно обилен. По нашим данным, максимальная общая численность фитопланктона на отдельных станциях достигает 3.5–6.2 млн кл./л. Средние значения численности за пятнадцать лет в разных районах озера 410–697 тыс. кл./л.

Численность фитопланктона в позднелетний период выше, чем в весенний период. Для сравнения приведем наши данные для позднелетнего периода 2009 г. и данные сотрудников Лимнологического института СО РАН, полученные в весенний период в конце мая – начале июня этого же года (Поповская и др., 2015). Хотя общая численность фитопланктона в весенний период приведена для слоя 0–25 м, но учитывая, что весной фитопланктон распределен более или менее однородно, мы сочли возможным сравнить ее с данными для слоя 0–10 м в позднелетний период. Общая численность фитопланктона (тыс. кл./л) в разных котловинах озера изменялась в 2009 г. в следующих пределах:

Байкал	Конец мая–начало июня/ конец августа–сентябрь
Южный	12–475/457–1846
Средний	121–326/269–2172
Северный	11–106/250–5157

В позднелетний период общая численность фитопланктона была в 2–48 раз выше, чем в весенний. Максимальные значения, зарегистрированные весной, были близки к минимальным значениям, зарегистрированным поздним летом.

Фитопланктон распределяется неравномерно как в разных котловинах озера, так и в пределах одной котловины. В период наших исследований по количественному развитию позднелетнего фитопланктона в Южном Байкале выделяется западное побережье, в Среднем и Северном Байкале – восточное. Так, в Южном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у западного берега достоверно выше (в 1.3 раза), чем в пелагиали и у восточного берега, напротив, в Среднем и Северном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у восточного берега достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега.

В весенний период по данным, полученным в 60-е гг. XX в. Поповской (1977), восточное побережье озера по численности и биомассе водорослей богаче западного. Более обильное развитие водорослей у восточного берега озера в значительной мере обусловлено обширными здесь мелководьями, ссорами, заливами и самым крупным притоком оз. Байкал – р. Селенгой (Вотинцев и др., 1975). В позднелетний период эта закономерность выявлена только в Среднем и Северном Байкале. В Южном Байкале в большинстве лет наблюдений общая численность фитопланктона у западного берега выше, чем у восточного, несмотря на более низкую температуру воды. Это превышение ста-

бильно, начиная с 2004 г. Можно предположить, что оно связано с более высокой рекреационной нагрузкой на западное побережье Южного Байкала.

В позднелетний период не выявлено столь значительных различий численности фитопланктона в разных котловинах озера, как в весенний период. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной, средней и северной котловинах различается лишь в ≤ 1.2 раза, но в средней котловине она все-таки достоверно выше, чем в северной. Южный Байкал по численности фитопланктона занимает промежуточное положение между этими котловинами и достоверно от них не отличается.

Анализируя многолетние данные, полученные для весеннего периода года, Поповская и соавт. (2015) установили, что уровень развития фитопланктона ниже в пелагиали Северного Байкала. Южный и Средний Байкал по численности фитопланктона в пять, а по биомассе в три раза богаче, чем Северный.

Пространственная неоднородность распределения фитопланктона в озере связана с разнообразием абиотических факторов, свойственным такому большому и сложному по морфометрии водоему. Более интенсивное развитие водорослей в весенний период в Южном и Среднем Байкале Поповская (1991) объясняла повышенным здесь поступлением биогенных элементов из р. Селенга, более продолжительным вегетационным периодом и значительно меньшей толщиной льда и снега, чем в Северном Байкале, что создает благоприятные световые условия для развития водорослей. Позднее в работе Поповской и др. (2015) по данным за 2007–2011 гг. показано, что концентрации нитратов и фосфатов в весенний период варьируют незначительно и не отмечается каких-либо закономерностей в их распределении по акватории озера. Корреляция биомассы весеннего фитопланктона с нитратами и фосфатами отсутствует, но существует таковая с кремнием. Отмечена слабая (как положительная, так и отрицательная) связь между общей численностью фитопланктона и температурой воды.

По нашим данным, также не выявлена тесная зависимость общей численности позднелетнего фитопланктона от температуры воды. В период позднего лета во время максимального прогрева вод во всех котловинах важным фактором интенсивности развития фитопланктона помимо содержания биогенных элементов может быть динамика водных масс озера.

Анализ межгодовой динамики численности фитопланктона затруднен из-за прерывистого ряда наблюдений. Возможно, именно это не позво-

лило обнаружить отчетливые тренды изменения численности фитопланктона. По нашим данным, в период с 1994 по 2013 гг. не выявлено статистически значимых трендов повышения численности водорослей ни в одном из районов озера, хотя в Южном Байкале у обоих берегов отмечена тенденция повышения среднегодовых значений численности. Это несколько противоречит сведениям, что климатические изменения (в частности, рост температуры) вызывают возрастание численности фитопланктона за счет постепенного усиления роли в нем мелкоклеточных форм по сравнению с крупноклеточными. Такие процессы выявлены в экосистемах оз. Балатон, Венгрия (Hajnal, Padisak, 2008), озер Швеции (Weyhenmeyer, 2008; Weyhenmeyer et al., 2008; Winder et al., 2008), оз. Мюггелзее, Германия (Huber et al., 2008), оз. Киннерет, Израиль (Zohary, 2004). С другой стороны, в оз. Тахо наблюдается не увеличение объема эпилимниона, а его уменьшение, связанное с уменьшением глубины термоклина (Coats et al., 2006). В глубоких озерах происходит снижение концентраций силикатов и фосфатов в период, предшествующий цветению фитопланктона (Goldman et al., 1989; Salmaso, 2005). Снижение концентрации доступного фосфора и, соответственно, продукции и биомассы фитопланктона обнаружено и в альпийских озерах (Parker et al., 2008), и в шведских (Weyhenmeyer, 2008). В озерах Австралии рост температуры отрицательно сказывается на концентрациях фосфора (общего и фосфатного) и азота (общего и нитратного) и не вызывает роста концентрации хлорофилла – индикатора развития фитопланктона (Tibby, Tiller, 2007). В оз. Танганьика (Центральная Африка) прогрев эпилимниона и соответствующее установление температурной стратификации препятствуют поступлению биогенных элементов из гипolimниона и, следовательно, сдерживают развитие водорослей (Verburg et al., 2003).

В весенний период увеличение численности и биомассы фитопланктона в оз. Байкал в последнее десятилетие также не зарегистрировано. Данные за 2007–2011 гг. укладываются в амплитуду многолетних изменений (Поповская и др., 2015).

На протяжении 15 лет наших наблюдений высокую численность фитопланктона регистрировали нечасто – в течение трех лет в Южном Байкале и у восточного берега Среднего Байкала, в течение двух лет в остальных районах Среднего Байкала и в Северном Байкале. “Урожайные” годы наблюдались как в 1990-е, так и в 2000-е годы. Более чем в половине лет наблюдений в Южном Байкале воды характеризуются как мало-, либо среднепродуктивные, в Среднем Байкале – мало-

продуктивные, в Северном Байкале – среднепродуктивные.

Выводы. В позднелетний период 1994–2013 гг. для всех исследованных районов оз. Байкал средняя многолетняя температура поверхностного слоя воды была $11.4 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Зарегистрировано ее понижение от берегов к центру озера на $0.2\text{--}2.4^\circ\text{C}$. Средняя температура воды у восточного берега на $0.3\text{--}0.7^\circ\text{C}$ превышала таковую у западного. В многолетней динамике ни в одном из районов озера не обнаружено отчетливых трендов повышения среднегодовой температуры воды. Для большинства лет наблюдений температура воды не отличалась от средних многолетних значений либо почти одинаково часто отмечались годы с разным уровнем прогрева воды в озере. Среднее значение численности фитопланктона в слое 0–10 м высоко – 532 ± 17 тыс. кл./л. В каждой из котловин озера выделяется более богатый фитопланктоном район. По средним многолетним данным в Южном Байкале численность фитопланктона у западного берега достоверно выше (в 1.3 раза), чем в пелагиали и у восточного берега, которые между собой почти не различаются. В Среднем и Северном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у восточного берега достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега. Не выявлено значительных различий между котловинами озера по уровню развития фитопланктона. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной, средней и северной котловинах различается в ≤ 1.2 раза. Но в Среднем Байкале она все-таки достоверно выше, чем в Северном.

В открытых районах Байкала на протяжении двух последних десятилетий не обнаружено значимого повышения численности позднелетнего фитопланктона. Во всех исследованных районах озера среднегодовая численность фитопланктона колеблется вокруг среднемноголетнего уровня. Состояние фитопланктона в период позднего лета можно оценить как стабильное, однако отмечаются признаки повышения трофности вод у западного побережья Южного Байкала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке проекта Минобрнауки РФ № 6.1387.2017/4.6 и Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований “Озеро Байкал”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова Н.Л. 1963. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Труды Лимноло-

- гического института СО АН СССР. Т. 2(22). Ч. 2. С. 12.
- Антипова Н.Л.* 1974. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960–1970 гг. // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Изд-во БГНИИ при ИГУ, С. 75.
- Антипова Н.Л., Кожов М.М.* 1953. Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз. Байкал // Труды Иркутского государственного университета. Сер. Биол. Т. 7. Вып. 1, 2. С. 63.
- Байкаловедение. 2012. Новосибирск: Наука.
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И.* 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука.
- Закс Л.* 1976. Статистическое оценивание. Москва: Статистика.
- Кожов М.М.* 1972. Очерки по байкаловедению. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во.
- Кожова О.М., Кобанова Г.И.* 1974. Аномальные явления в структуре фитопланктона Байкала // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. Новосибирск: Наука. С. 24.
- Кожова О.М., Мельник Н.Г.* 1978. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Изд-во Иркутского университета.
- Мейер К.И.* 1930. Введение во флору водорослей оз. Байкала // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. Т. 39. С. 179.
- Поповская Г.И.* 1977. Динамика фитопланктона пелагиали (1964–1974) // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука. С. 5.
- Поповская Г.И.* 1991. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг.): Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- Поповская Г.И., Усольцева М.В., Домышева В.М. и др.* 2015. Весенний фитопланктон пелагиали озера Байкал в 2007–2011 годы // География и природные ресурсы. № 3. С. 74.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука. Кн. 1.
- Яснитский В.Н.* 1924. Планктон озера Байкал в районе Култука и Слюдянки // Зап. Сиб. отд. Русского геогр. о-ва. Вып. 47. № 3. С. 142.
- Coats R., Perez-Losada J., Schladow G., Richards R., Goldman C.* 2006. The warming of lake Tahoe // Climatic Change. V. 76. P. 121.
- Goldman C.R., Jassby A., Powell T.* 1989. Interannual fluctuations in primary production: Meteorological forcing at two subalpine lakes // Limnol., Oceanogr. V. 34. P. 310.
- Hajnal E., Padisak J.* 2008. Analysis of Long-Term Ecological Status of Lake Balaton Based on the ALMOBAL Phytoplankton Database // Hydrobiologia. V. 599(1). P. 227.
- Huber V., Adrian R., Gerten D.* 2008. Phytoplankton response to climate warming modified by trophic state // Limnol., Oceanogr. V. 53(1). P. 1.
- Izmet'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al.* 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in lake Baikal // Journal of Great Lakes Research. V. 42. P. 6.
- Kalff J.* 2002. Limnology: Inland Water Ecosystems. New Jersey: Prentice Hall. 2002.
- Kraemer B.M., Anneville O., Chandra S., Dix M. et al.* 2015. Morphometry and average temperature affect lake stratification responses to climate change // Geophysical Research Letters. V. 42. № 12. P. 4981. <https://doi.org/10.1002/2015GL064097>
- Kraemer B.M., Chandra S., Dell A.I. et al.* 2017. Global patterns in lake ecosystem responses to warming based on the temperature dependence of metabolism // Global Change Biology. V. 23. № 5. P. 1881. <https://doi.org/10.1111/gcb.13459>
- O'Reilly C.M., Sharma S., Gray D.K. et al.* 2015. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // Geophysical Research Letters. V. 42. <https://doi.org/10.1002/2015GL066235>
- Parker B.R., Vinebrooke R.D., Schindler D.W.* 2008. Recent climate change extremes alter alpine lake ecosystems // PNAS. V. 108. P. 12927.
- Salmaso N.* 2005. Effects of climatic fluctuations and vertical mixing on the interannual trophic variability of Lake Garda, Italy // Limnol., Oceanogr. 2005. V. 50. P. 553.
- Schwoerbel J., Brendelberger H.* 2005. Einführung in die Limnologie. 9 Auflage. München: Elsevier.
- Sharma S., Gray D.K., Read J.S. et al.* 2015. A global database of lake surface temperatures collected by in situ and satellite methods from 1985–2009 // Scientific Data. V. 2. 150008. 19 p. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.8>
- Tibby J., Tiller D.* 2007. Climate-water quality relationships in three Western Victorian (Australia) lakes 1984–2000 // Hydrobiologia. V. 591. P. 219.
- Verburg P., Hecky R.E., King H.* 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika // Science. V. 301. P. 505.
- Wetzel R.G.* 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. Tokyo: Academic Press.
- Weyhenmeyer G.A.* 2008. Rates of change in physical and chemical lake variables – are they comparable between large and small lakes? // Hydrobiologia. V. 599. P. 105.
- Weyhenmeyer G.A., Westöo A.-K., Willen E.* 2008. Increasingly ice-free winters and their effects on water quality in Sweden's largest lakes // Hydrobiologia. V. 599(1). P. 111.
- Winder M., Hunter D.A.* 2008. Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing // Oecologia. V. 156(1). P. 179.
- Winder M., Renter J.E., Schladow S.G.* 2008. Lake warming favours small-sized planktonic diatom species // Proc. Royal Soc. BV. 276(1656). P. 427.
- Zohary T.* 2004. Changes to the phytoplankton assemblage of Lake Kinneret after decades of a predictable, repetitive pattern // Freshwater Biol. V. 49(10). P. 1355.

Spatio-Temporal Changes in the Phytoplankton in Lake Baikal During Late Summer. I. Temperature and Number

L. S. Krashchuk^{1,*}, S. V. Shimaraeva¹, and E. A. Silov¹

¹*Research Institute of Biology of Irkutsk State University, Irkutsk, Russia*

**e-mail: Krashchuk@gmail.com*

The paper presents the results of the study of the number of late summer phytoplankton in different regions of Lake Baikal according to fifteen circum-baikalian expeditions from 1993 to 2013. The spatial distribution and inter-annual dynamics of phytoplankton are analyzed. The total number of phytoplankton in late summer is shown to be high. Its average long-term value for all of the open Lake Baikal is 532 ± 17 thousand cells/l. The Middle Baikal is richer than Northern Baikal by the quantitative development of algae. The Southern Baikal takes is placed at intermediate position between the basins and is not actually different from them. Higher average number of phytoplankton is allocated along west coastal zones in the Southern Lake Baikal, and along eastern coastal zones – in the Middle and Northern Lake Baikal. Southern Lake Baikal had more low or middle productive years, Middle Baikal – low productive, Northern Baikal – middle productive years. Significant increase in the number of late summer phytoplankton in any part of the Lake not were not discovered. The dependence of the total number of phytoplankton from the water temperature is not significant.

Keywords: water temperature, phytoplankton, inter-annual dynamics, Lake Baikal