

УДК 582.232:582.263(282.256.341)

О.И. БЕЛЬХ, Г.В. ПОМАЗКИНА, И.В. ТИХОНОВА, И.В. ТОМБЕРГ

Лимнологический ин-т СО РАН,
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, Россия

ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕТНЕГО ФИТОПЛАНКТОНА И АВТОТРОФНОГО ПИКОПЛАНКТОНА ОЗЕРА БАЙКАЛ (РОССИЯ)

Рассмотрены особенности видового разнообразия, численности и биомассы фитопланктона и автотрофного пикопланктона в различных районах оз. Байкал летом 2005 г. Показано, что доминирующий комплекс видов одинаков в трех котловинах, исключение составляют заливы, мелководья и прибрежные участки, где наблюдалось увеличение видового состава, численности и биомассы фитопланктона. Уровень развития летнего фито- и пикопланктона в пелагиали характеризуется как среднепродуктивный. Доля автотрофного пикопланктона в общей биомассе по акватории озера составляла от 3 до 71 %, концентрации хлорофилла *a* – от 57 до 89 %. В заливах и мелководьях отмечено уменьшение доли пикопланктона в общей биомассе. В пелагиали озера роль автотрофного пикопланктона значительна, его биомасса составляла 38-62 %.

Ключевые слова: фитопланктон, автотрофный пикопланктон, численность, биомасса, Байкал.

Введение

Многие исследователи байкальского фитопланктона отмечали низкую биомассу водорослей в летний период (Антипова, Кожов, 1953; Антипова, 1963; Поповская, 1967). В среднем она составляла несколько десятков мг/м^3 в пелагиали озера, в то время как весной в высокопродуктивные годы достигала $1-3 \text{ г/м}^3$ (Антипова, 1963; Поповская, 1968б; Вотинцев и др., 1972). В июле-августе в Байкале в массовом количестве развивались синезеленые водоросли (цианобактерии) диаметром $1,5-3,0 \text{ мкм}$, описанные как новый вид *Synechocystis limnetica* Popovsk. (Поповская, 1968а). Позднее мельчайшие планктонные водоросли и синезеленые водоросли, встречающиеся повсеместно в морских и пресноводных экосистемах, стали называть автотрофный пикопланктон (autotrophic picoplankton, APP) (Sieburth et al., 1978). В олиготрофных озерах APP достигает высокой численности и является основным продуцентом, создавая до 50-70 % органического углерода, в более продуктивных водоемах его роль снижается (Callieri, Stockner, 2002).

В Байкале численность автотрофного пикопланктона высока. Даже по первым сведениям, полученным с помощью осадочного метода, она составляла: в Южном Байкале 42 млн кл/л, в Северном – 58 млн кл/л. В целом для озера в высокопродуктивные по весеннему фитопланктону годы доля пикопланктона по биомассе достигала 10-15 %, а в малопродуктивные годы его значение повышалось до 40-50 % (Popovskaya, 2000). В августе концентрация пикопланктона была максимальной – 120 млн кл/л, а биомасса превышала биомассу фитопланкто-

на (Вотинцев и др., 1972). Для всей акватории озера биомасса АРР в среднем в течение года составляла 27 % общей биомассы фитопланктона. Между биомассой пико- и фитопланктона в пространственном, сезонном и годовом аспектах установлена обратная зависимость (Поповская, 1968б, 1987). По результатам многолетних наблюдений биомасса фитопланктона в Южном Байкале в летний период без учета пикопланктона колебалась от 7 до 90 мг/м³ (Измествева, Кожова, 1988; Кожова и др., 1999).

В 90-х годах с внедрением флуоресцентной микроскопии и фильтровального метода получена более точная оценка численности байкальского пикопланктона (Bogaas et al., 1991; Nagata et al., 1994), прослежена его сезонная и годовая динамика, пространственное распределение (Поповская, Белых, 2003; Belykh, Sorokovikova, 2003). В составе пикопланктона оз. Байкал так же, как в морях и океанах, выявлено доминирование представителей рода *Synechococcus* Näg., доля эндемичного *S. limnetica* в течение года не превышала 4 % в Южном Байкале (Belykh, Sorokovikova, 2003).

Байкальский АРР производит значительную часть общей первичной продукции в летнее время – от 60 до 90 % (Вотинцев и др., 1972; Бондаренко, Гусельникова, 1989; Nagata et al., 1994). В августе на долю фитопланктона размером менее 20 мкм приходится 96 % первичной продукции, при этом вклад АРР составляет 41-62 % (Goldman et al., 1996), а доля крупного фитопланктона не превышает 4 % (Yoshida et al., 2003). Наблюдения последних лет по оценке роли АРР были проведены в пелагиали и в основном в южной котловине Байкала и не включали прямой учет пико- и фитопланктона, за исключением весенней съемки (Bondarenko et al., 1996) и летнего исследования Баргузинского залива (Katano et al., 2005). Кроме того, сведения о видовом составе и количественным показателям летнего фитопланктона, особенно в пространственном отношении, устарели (Поповская, 1987, 1991).

Цель настоящей работы – определить количественные показатели развития фитопланктона и автотрофного пикопланктона по всей акватории оз. Байкал, выявить вклад пикопланктона в общую биомассу фитопланктона и содержание хлорофилла *a*.

Материалы и методы

В августе 2005 г. проведена комплексная экспедиция по всему оз. Байкал. Пробы отбирали на четырех глубоководных станциях, расположенных на середине разрезов Листвянка-Танхой (Южный Байкал), Ухан-Тонкий, Красный Яр-Харауз (Средний Байкал) и Елохин-Давша (Северный Байкал). Температуру измеряли от поверхности до дна с применением STD-зонда, определение концентраций биогенных элементов выполнено на 10-14 горизонтах от поверхности до максимальной глубины. Для учета фитопланктона, пикопланктона и определения содержания хлорофилла *a* исследовали верхний 50-метровый слой на глубинах 0, 5, 10, 15, 25 и 50 м. Отбор проб и измерения осуществляли также в Малом море, на Селенгинском мелководье, в Баргузинском и Чивыркуйском заливах, вблизи впадения рек Рель (с. Байкальское) и Верхняя Ангара, в прибрежной зоне около городов Байкальск, Северобайкальск, Нижнеангарск и у пос. Култук на глубине 0-5 м (рис. 1).

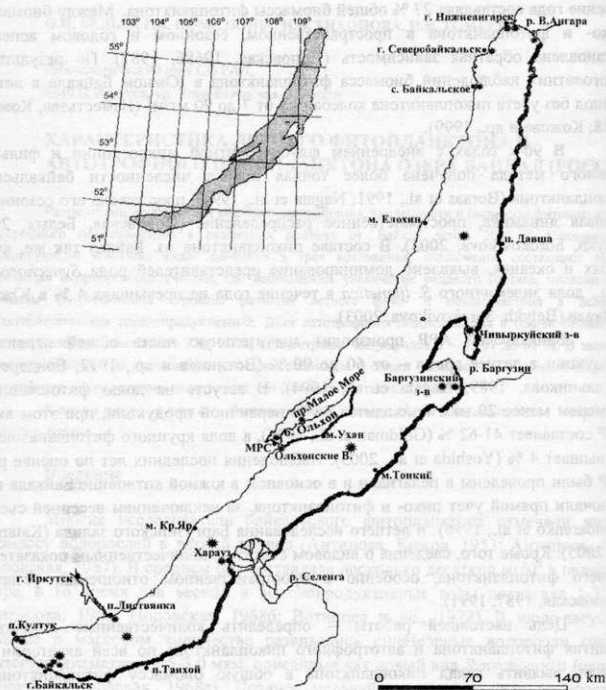


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в августе 2005 г. на оз. Байкал.

Фитопланктон фиксировали раствором Утермеля и концентрировали с помощью осадочного метода. Водоросли просчитывали при увеличении в 400 и 1000 раз на световом микроскопе "Axiovert 200, Zeiss" в трех повторностях. Биомассу фитопланктона определяли по методике Макаровой, Пичкилы (1970). Для оценки численности АРР пробы фиксировали глутаровым альдегидом и фильтровали через поликарбонатные фильтры "Millipore" с диаметром пор 0,22 мкм. Учет проводили с помощью флуоресцентного микроскопа "Olympus BH2". Использовали два набора фильтров: голубой DM-500+0-515, В (IF-490) и зеленый DM-580+0-590, G (IF-545+BG-36). Клетки подсчитывали в 30 полях зрения, суммарное количество учтенных клеток на фильтр составляло 300-500. Размер и форму клеток устанавливали по микрофотографиям с помощью программы "Image-Plus" и распределяли по морфотипам. Биомассу вычисляли

отдельно для коккоидных, эллипсоидных и палочковидных клеток, как описано ранее (Belykh, Sorokovikova, 2003). Численность фитопланктона и АРР для одной станции при отборе серии проб по вертикали определяли как взвешенный средний арифметический показатель для слоя 0-50 м (Кузьмин, 1975).

Химический анализ выполнен по общепринятым в гидрохимии пресных вод методам (Руководство ..., 1977). Для определения концентрации хлорофилла *a* по фракциям пробы объемом 1,0-1,5 л фильтровали через поликарбонатные фильтры "Millipore" с диаметром пор 0,45 и 3,0 мкм. Экстракцию проводили горячим метанолом (Jeffrey, Humphrey, 1975), концентрацию хлорофилла *a* определяли с помощью спектрофотометра.

Результаты и обсуждение

В августе на всех станциях наблюдалась прямая стратификация температуры, эпилимнион и термоклин формировался до глубины 25-50 м. Температура воды на поверхности по всей акватории озера варьировала от минимальной 9 °С на середине разреза Кр. Яр-Харауз до максимальной 16,4 °С в Баргузинском заливе и около г. Байкальска. Вертикальное распределение температуры на глубоководных станциях в трех котловинах представлено на рис. 2, *a*.

В пелагиали в слое 0-25 м концентрации фосфатного фосфора и нитратного азота были минимальны (рис. 2, *b, в*), что типично для данного периода (Вотинцев и др., 1972; Домышева, 2001). Низкое содержание биогенных элементов отмечено в Чивыркуйском заливе (0,0035 мг $\text{PO}_4^{3-}/\text{л}$, 0,025 мг $\text{NO}_3^-/\text{л}$) и в Малом море (0,005 мг $\text{PO}_4^{3-}/\text{л}$, 0,02 мг $\text{NO}_3^-/\text{л}$). По концентрации фосфатного фосфора вышеуказанные районы характеризуются как олиготрофные. Мезотрофным участкам озера соответствовали Селенгинское мелководье, где наблюдалось максимальное содержание фосфора (0,01 мг $\text{PO}_4^{3-}/\text{л}$) и нитратного азота (0,17 мг $\text{NO}_3^-/\text{л}$), Баргузинский залив (0,009 мг $\text{PO}_4^{3-}/\text{л}$ и 0,09 мг $\text{NO}_3^-/\text{л}$) и прибрежные районы северной котловины (до 0,01 мг $\text{PO}_4^{3-}/\text{л}$ и 0,16 мг $\text{NO}_3^-/\text{л}$). В эти районы биогенные элементы поступают со стоком крупных рек, по мере продвижения в озеро их концентрация постепенно снижается.

Автотрофный пикопланктон. Горизонтальное распределение АРР по акватории озера характеризовалось неоднородностью, численность и биомасса варьировали в среднем в 4 раза. Максимальная численность наблюдалась в южной котловине у Култука (до 573 млн кл/л) и в средней котловине на разрезе Кр. Яр-Харауз (до 515 млн кл/л), биомасса достигала 325 и 304 мг/м³ соответственно. Минимальные концентрации пикопланктона выявлены в Малом море (114-140 млн кл/л) и в Баргузинском заливе (139-143 млн кл/л). В Чивыркуйском заливе количество АРР было выше – 460 млн кл/л. Из трех глубоководных станций наибольшая численность и биомасса пикопланктона отмечены в Среднем Байкале (рис. 3, *a*; 4, *a*). В Северном количество АРР было немного меньше, чем в Среднем. Минимальное развитие пикопланктона наблюдалось в Южном Байкале, его численность на разрезе Листвянка-Танхой была ниже в два раза по сравнению с таковой на центральной станции разреза Елохин-Давша в северной части озера. На других станциях в южной котловине количество пикофитопланктона было выше, чем на глубоководной точке. В северной и средней котловинах озера концентрация также варьировала между станциями. В вертикальном распре-

делении максимум APP выявлен в верхнем 25-метровом слое воды на всех разрезах с пиком на 15 м. В период прямой стратификации максимальное количество APP в озере наблюдается выше термоклина, а в гипolimнионе резко снижается (Belykh, Sorokovikova, 2003).

Озеро Байкал в летний период характеризуется высоким уровнем развития автотрофного пикопланктона, сравнимым с тропическими районами океанов (Nagata et al., 1994). Максимальная численность APP наблюдалась нами в Южном Байкале в августе 2004 г. – 3 млрд кл/л. Немногочисленные сведения о концентрации пикопланктона в июле-августе, полученные за последние годы другими авторами (Nagata et al., 1994; Goldman et al., 1996; Fietz, Nicklisch, 2004), сходны с нашими, однако прямое сопоставление биомасс затруднено, т.к. в этих работах приводятся различные размеры и объемы пикопланктонных клеток.

Сравнивая количественные показатели автотрофного пикопланктона летом 2005 г. с предыдущими годами наблюдений, можно характеризовать уровень развития APP в исследуемом году как средний для всей акватории озера. Так, в высокоурожайном 1999 г. в августе максимум APP достигал 1550 млн кл/л, минимальные значения составляли 151 млн кл/л (Belykh, Sorokovikova, 2003). В низкопродуктивные годы летний пик APP не превышал 31 млн кл/мл, количество пикопланктона по котловинам отличалось в 2-3 раза. Наиболее высокие концентрации APP летом 1997-2000 гг. наблюдались в пелагиали Южного и Среднего Байкала (Belykh, Sorokovikova, 2003).

Результаты съемки 2001 г. показали уменьшение численности APP от юга к северу (Fietz, Nicklisch, 2004). Многолетние исследования показали, что в Северном Байкале пикопланктона больше, чем в других районах (Поповская, 1987; Роровская, 2000). Наши исследования в 2005 г. выявили более высокие количественные показатели APP в пелагиали Среднего Байкала, т.е. в целом не наблюдается каких-либо закономерностей в горизонтальном распределении APP в межгодовом аспекте.

Летом 2005 г. в составе автотрофного пикопланктона доминировали фикоэритринсодержащие хроококковые синезеленые водоросли. Вклад эукариотического пикопланктона в общую численность не превышал 4 %, в биомассу – 26 %. Наибольшее количество пиководорослей наблюдали в мелководных районах: в районе р. Селенги (до 10 млн кл/л), в Баргузинском заливе (до 6 млн кл/л), около Северобайкальска и Култук (до 7 млн кл/л). Среди глубоководных станций по численности пиководорослей выделялась центральная станция разреза Ухан-Тонкий, где их концентрация составляла 4,4-8,4 млн кл/л. Максимальное развитие эукариотического пикопланктона на всех станциях отмечалось на глубине 5-15 м. Как следует из наших многолетних наблюдений, пикопланктонные водоросли, являющиеся представителями родов *Chlorella* и *Choricystis* (Belykh et al., 2000; Belykh, Sorokovikova, 2003), немногочисленны в Байкале. По другим данным, доля пиководорослей в озере высока – до 75 % (Fietz, Nicklisch, 2004). Возможно, эти авторы учитывали также более крупные формы водорослей диаметром 3-5 мкм или разрушенные клетки, содержащие хлоропласты. Известно, что эукариотический пикопланктон доминирует в кислых дистрофных и этрофных водоемах (Stockner, 1991).

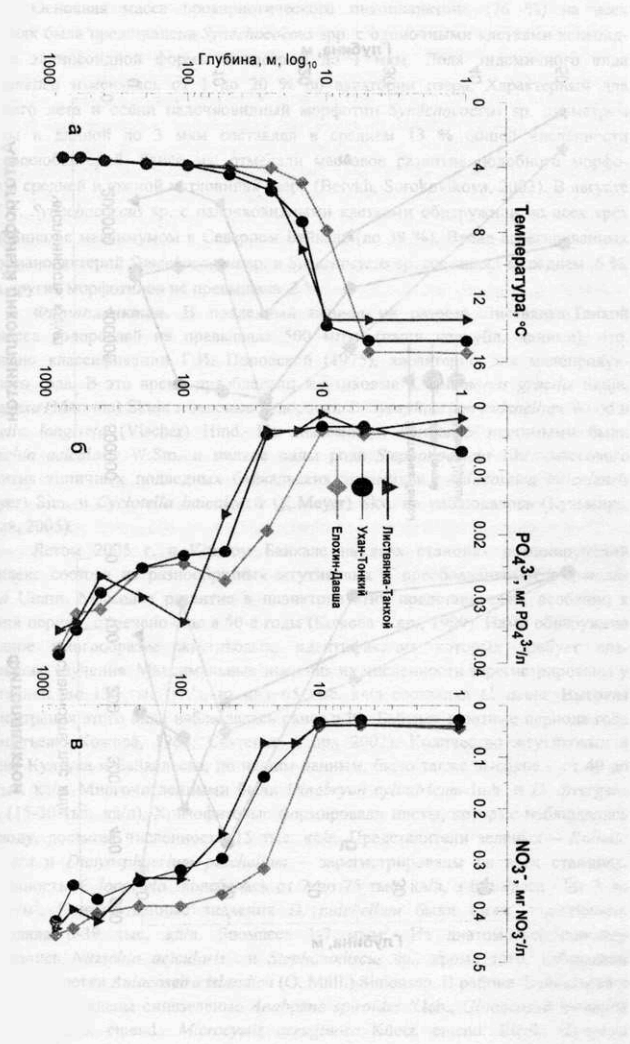


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры, фосфатного фосфора и нитратного азота на трех глубоководных станциях в Южном, Среднем и Северном Байкале.

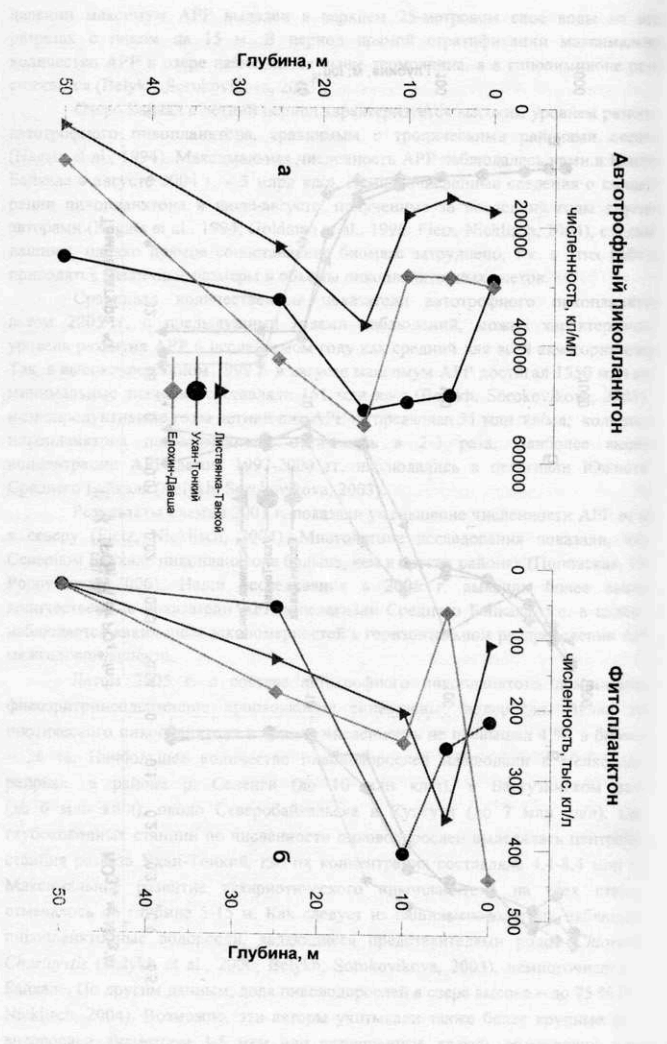


Рис. 3. Вертикальное распределение численности автотрофного пикопланктона и фитопланктона на трех глубоководных станциях в Южном, Среднем и Северном Байкале.

Основная масса прокариотического пикопланктона (76 %) на всех станциях была представлена *Synechococcus* spp. с одиночными клетками коккоидной и эллипсоидной формы диаметром до 1 мкм. Доля эндемичного вида *S. limnetica* изменялась от 1 до 20 % по акватории озера. Характерный для позднего лета и осени палочковидный морфотип *Synechococcus* sp. диаметром 1 мкм и длиной до 3 мкм составлял в среднем 13 % общей численности пикоцианобактерий. Ранее мы отмечали массовое развитие подобного морфотипа в средней и южной котловинах озера (Belykh, Sorokovikova, 2003). В августе 2005 г. *Synechococcus* sp. с палочковидными клетками обнаружили во всех трех котловинах с максимумом в Северном Байкале (до 39 %). Вклад агрегированных пикоцианобактерий *Synechococcus* sp. и *Synechocystis* sp. составлял в среднем 6 %, доля других морфотипов не превышала 2 %.

Фитопланктон. В подледный период на разрезе Листвянка-Танхой биомасса водорослей не превышала 500 мг/м³ (наши неопубл. данные), что, согласно классификации Г.И. Поповской (1975), характерно для малопродуктивного года. В это время преобладали жгутиковые *Cryptomonas gracilis* Skuja, *C. reflexa* (Marsson) Skuja и зеленые водоросли *Dictyosphaerium pulchellum* Wood и *Koliella longiseta* (Vischer) Hind. Из диатомовых наиболее значимыми были *Nitzschia acicularis* W.Sm. и мелкие виды рода *Stephanodiscus* Ehr., массового развития типичных подледных байкальских эндемиков *Aulacoseira baicalensis* (Meyer) Sim. и *Cyclotella baicalensis* (K.Meyer) Skv. не наблюдалось (Кузьмина, Белых, 2005).

Летом 2005 г. в Южном Байкале на всех станциях доминирующий комплекс состоял из разнообразных жгутиковых с преобладанием *Chroomonas acuta* Uterm. Массовое развитие в планктоне этих представителей, особенно в летний период, отмечено еще в 50-е годы (Кожова и др., 1999). Нами обнаружено большое многообразие жгутиковых, идентификация которых требует специального изучения. Максимальные значения их численности зарегистрированы у Листвянки, до 130 тыс. кл/л, из них 65 тыс. кл/л составлял *C. acuta*. Высокая концентрация этого вида наблюдалась ранее в Ю. Байкале в разные периоды года (Измятцева, Кожова, 1988; Святенко и др., 2002). Количество жгутиковых в районе Култука и Байкальска, по нашим данным, было также высокое – от 40 до 75 тыс. кл/л. Многочисленными были *Dinobryon cylindricum* Imh. и *D. divergens* Imh. (15-30 тыс. кл/л). Хризофитовые формировали цисты, которые наблюдались повсюду, достигая численности 15 тыс. кл/л. Представители зеленых – *Koliella longiseta* и *Dictyosphaerium pulchellum* – зарегистрированы на всех станциях. Численность *K. longiseta* колебалась от 2 до 75 тыс. кл/л, а биомасса – от 3 до 70 мг/м³. Количественные значения *D. pulchellum* были ниже, численность составляла 6-39 тыс. кл/л, биомасса 1-7 мг/м³. Из диатомовых повсюду встречались *Nitzschia acicularis* и *Stephanodiscus* sp., кроме того, наблюдали отдельные клетки *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Simonsen. В районе Байкальска и Листвянки выявлены синезеленые *Anabaena spiroides* Kleb., *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollrb. emend., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Lyngbya limnetica* Lemm. и *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg. численностью до 10 тыс. кл/л. Здесь же наблюдалось развитие динофитовых *Gymnodinium coeruleum* Antipova и *Peridinium* sp. Общая биомасса фитопланктона в Южном Байкале колебалась от 70

до 457 мг/м³. На центральной станции разреза Листвянка-Танхой доминирующий комплекс водорослей состоял из тех же представителей, что и по всей котловине. Поверхностный слой был обеднен, основное количество фитопланктона наблюдали на 5-метровой глубине (см. рис. 3, б). Биомасса водорослей в слое 0-50 м изменялась от 74 до 275 мг/м³, составляя в среднем 149 мг/м³ (рис. 4, б).

В Среднем Байкале в планктоне наибольшее развитие имели те же массовые представители, которые вошли в доминирующий комплекс южной котловины, причем количественные значения соответствовали примерно одному уровню (263-285 тыс. кл/л). Максимальные концентрации водорослей отмечались в районе Селенгинского мелководья. Здесь большая роль принадлежала синезеленым *Anabaena lemmermannii* P. Richter, *A. spiroides*, *A. scheremetievi* Elenk., *Gloeo-capsa limnetica*, *Coelosphaerium kuetzingianum*. В отличие от южной котловины, в заметном количестве продолжали вегетировать байкальские виды *A. islandica* (до 8 тыс. кл/л) и *Cyclotella minuta* (Skv.) Ant. (до 5 тыс. кл/л). Пик численности этих водорослей в последние годы сместился на лето (Кожова, Павлов, 1995). Многочисленным был и *Stephanodiscus meyerii* Genkal et Popovsk. (19 тыс. кл/л), который образовывал колонии. Зафиксировано большое количество бентосных видов (до 50 тыс. кл/л). Общая биомасса по станциям колебалась от 126 мг/м³ на середине разреза Кр. Яр-Харауз до 2013 мг/м³ на Селенгинском мелководье. В Среднем Байкале на всех станциях прослеживалось влияние вод р. Селенги, о чем свидетельствовало наличие "селенгинских" видов в пробах фитопланктона. На глубоководной станции Ухан-Тонкий состав планктона по всей вертикали был почти идентичен и содержал доминанты, характеризующие котловину озера. В целом концентрация и биомасса водорослей на этой станции выше, чем на разрезе Листвянка-Танхой (см. рис. 3, б; 4, б). Максимальные значения биомассы зафиксированы у поверхности, прежде всего, за счет синезеленых. Биомасса водорослей в слое 0-50 м составляла 204 мг/м³, изменяясь на глубине от 76 до 283 мг/м³.

Немногочисленным был фитопланктон пелагиали Северного Байкала. В августе он состоял преимущественно из видов, доминирующих в Южном и Среднем Байкале. Однако общие количественные значения его были ниже (40-70 тыс. кл/л). Повышенная концентрация *Anabaena spiroides* (253 тыс. кл/л) наблюдалась в поверхностном слое на разрезе Елохин-Давша. Вертикальное распределение на этой станции показало, что максимальные значения численности и биомассы фитопланктона зафиксированы на поверхности за счет развития пелагического доминирующего комплекса и синезеленых (см. рис. 3, б; 4, б). Средняя биомасса фитопланктона достигала 145 мг/м³, изменяясь от 17 до 263 мг/м³ в слое 0-50 м.

В прибрежных районах вблизи крупных населенных пунктов, а также в районе р. Верхней Ангары наблюдалось увеличение общего видового разнообразия благодаря развитию представителей родов *Monoraphidium* Комаркова-Legnerova, *Kephyrion* Pascher, *Scenedesmus* Meyen, *Oocystis* A. Braun, хотя их количество не превышало 15 тыс. кл/л. Численность жгутиковых составляла 293 тыс. кл/л, из которых *Chroomonas acuta* – 106 тыс. кл/л, что значительно выше, чем в пелагиали трех котловин. Концентрация синезеленых была высокой (до 150 тыс. кл/л), среди них доминировала *Anabaena scheremetievi* (50 тыс. кл/л), в меньшем количестве присутствовали *A. spiroides*, *G. limnetica*, *C. kuetzingianum* и *M. aeruginosa*. Из диатомовых, общее количество которых достигало 65 тыс. кл/л,

зафиксирована *A. islandica*, а в районе Верхней Ангары еще и *A. granulata* (Ehr.) Simonsen (до 50 тыс. кл/л). *Asterionella formosa* Hass. и *S. meyerii* достигали концентрации 30 тыс. кл/л. В районе р. Рели, наряду с основным доминирующим комплексом, выявлена высокая численность синезеленых (200 тыс. кл/л). Из диатомовых встречались *C. minuta* и *S. meyerii*, до 7 тыс. кл/л. В целом на прибрежных станциях Северного Байкала биомасса варьировала от 206 до 688 мг/м³.

В Малом море и Ольхонских Воротах фитопланктон состоял из тех же представителей, что и по всей акватории озера. Количество жгутиковых с доминированием *C. acuta* было наибольшим в Малом море (до 417 тыс. кл/л). Высокой численности (до 224 тыс. кл/л) достигал *Dynobryon divergens*. Обнаружено максимальное развитие *Peridinium* sp. и *Gymnodinium coeruleum* (до 25 тыс. кл/л). Концентрация фитопланктона была высокой – до 787 тыс. кл/л, биомасса – до 690 мг/м³. В Чивыркуйском заливе летний фитопланктон представлен такими видами, как *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Aulacoseira islandica*, *Anabaena spiroides*, *A. lemmermannii*, *A. scheremetievi*, *Dynobryon divergens*, *D. pulchellum* и *Chroomonas acuta*. Биомасса составляла 980 мг/м³. Фитопланктон Баргузинского залива был также разнообразен, в центральной точке залива доминировали *Anabaena spiroides*, *A. scheremetievi*, *A. lemmermannii*, *S. meyerii*, *Aulacoseira islandica*, *A. granulata*, *Koliella longiseta* и многочисленные жгутиковые с преобладанием *C. acuta*. Биомасса достигала 2650 мг/м³.

Итак, видовой состав водорослей был типичным для летней флоры пелагиали озера (Антипова, 1953; Поповская, 1975, 1991), по количественным показателям исследуемый год в летний период характеризуется как среднепродуктивный. Биомасса фитопланктона в пелагиали Байкала в среднем составляла 166 мг/м³. В заливах, мелководьях и прибрежных участках озера максимум наблюдался на Селенгинском мелководье и в Баргузинском заливе, биомасса в этих районах в среднем была 708 мг/м³.

Вклад автотрофного пикопланктона и фитопланктона. Общая биомасса фитопланктона, включая автотрофный пикопланктон, на глубоководных станциях в слое 0-50 м была максимальной в Среднем Байкале и минимальной – в Южном (см. рис. 4, в). Доля пикопланктона в общей биомассе фитопланктона в Северном Байкале составляла 62 %, в Среднем Байкале на разрезе Ухан-Тонкий – 52 %. Минимальная доля APP (38 %) среди глубоководных станций отмечена на разрезе Листвянка-Танхой в Южном Байкале.

По акватории озера соотношение биомасс фитопланктона и автотрофного пикопланктона значительно варьировало в поверхностном слое (рис. 5).

Минимальный вклад APP в общую биомассу наблюдался в Баргузинском заливе и на Селенгинском мелководье (3 и 9 % соответственно). Общая биомасса фитопланктона составляла на этих участках 2223-2745 мг/м³. Доля APP была менее 30 % в Малом море, Чивыркуйском заливе, на некоторых прибрежных станциях в Северном и Южном Байкале, общая биомасса автотрофов в этом случае была 540-1130 мг/м³. Максимальный вклад пикопланктона выявлен в пелагиали на разрезе Кр. Яр-Харауз (71 %), где отмечена низкая биомасса водорослей (126 мг/м³).

В результате анализа данных по многим европейским озерам установлено, что в продуктивных водах с высоким уровнем развития фитопланктона наблюдается снижение вклада APP в общую биомассу и содержание хлорофилла

(Vörös et al., 1998). Согласно последней модели, предложенной Callieri и Stockner (2002), с повышением трофности водоема, выраженной в увеличении концентрации фосфора, отмечается подъем численности и биомассы пико-планктона и понижение его относительного значения. В олиготрофных озерах Европы доля APP может превышать 70 %. В Гуроне и Мичигане пикопланктон в течение года составлял 10 % общей биомассы фитопланктона, возрастая до 50 % в летнее время (Fahnenstiel, Carrick, 1992). Вместе с тем, даже в гиперэвтрофных водоемах пикопланктон вносит высокий вклад в биомассу фитопланктона, в среднем около 30 % (Vörös et al., 1998).

Результаты летней съемки 2005 г. также показали уменьшение доли APP в общей биомассе фитопланктона от пелагиали к мелководным и прибрежным районам озера, где в массовом количестве присутствовал крупный фитопланктон. Однако при этом численность пикопланктона в мелководных участках была в среднем такая же, как и в пелагиали, биомасса незначительно увеличивалась в основном за счет эукариотического пикопланктона. На примере Баргузинского залива отмечено увеличение вклада APP в общую биомассу фитопланктона, от 6-7 % в прибрежной зоне, где доминировал микрофитопланктон, до 57-84 % в открытой ее части (Katano et al., 2005).

Учитывая полученные нами данные по горизонтальному распределению пико- и фитопланктона и биогенных элементов, можно заключить, что фосфор и азот не лимитируют развитие пикопланктона в пелагиали в отличие от фитопланктона, который имеет низкую биомассу в открытом Байкале и интенсивно развивается в прибрежных и мелководных участках озера. По многочисленным данным (Поповская, 1987, 1991; Измest'ева, Кожова, 1988; Бондаренко и др., 1991; Goldman et al., 1996; Kozhova, Izmest'eva, 1998; Popovskaya, 2000; Genkai-Kato et al., 2002) и нашим результатам, в Баргузинском заливе, Селенгинском мелководье и прибрежных районах Северного Байкала, куда впадают крупные реки, биогенные элементы поступают в достаточном количестве, обеспечивая высокую численность и продуктивность фитопланктона во время летней стратификации. В наших исследованиях по всей акватории озера наблюдается тенденция увеличения количественных показателей фитопланктона в зависимости от роста концентраций фосфатного фосфора ($r = 0,56$, $p < 0,01$), корреляция между биомассой фитопланктона и нитратным азотом не выявлена, как и между количеством пикопланктона и содержанием фосфора и азота.

Регулярные наблюдения за планктоном показали, что в августе биомасса пикофитопланктона в пелагиали превышала биомассу фитопланктона, составляя 100-150 мг/м³ (Поповская, 19686). В Малом море биомасса APP изменялась от 18 до 136 мг/м³ (Вотинцев и др., 1972). Мы получили значения биомассы автотрофного пикопланктона немного выше данных Г.И. Поповской, но в целом биомасса пикопланктона в прибрежных районах ниже таковой фитопланктона в среднем в 6 раз и почти одинакова в пелагиали. С учетом того, что данные по численности APP ранее были занижены при использовании осадочного метода, а биомасса завышенной, т.к. учитывали только клетки *S. limnetica*, размер которых превышает таковой видов *Synechococcus* spp., являющихся основным компонентом байкальского APP, в итоге значения биомассы вполне сопоставимы. Г.И. Поповская (1987) отмечала, что массовая вегетация APP происходит в местах слабого развития фитопланктона. По нашим данным, подобная отрицательная зависимость в горизонтальном отношении весьма слабая. Размах колебаний биомассы фитопланктона в целом по озеру составляет 38, а APP – 4 раза.

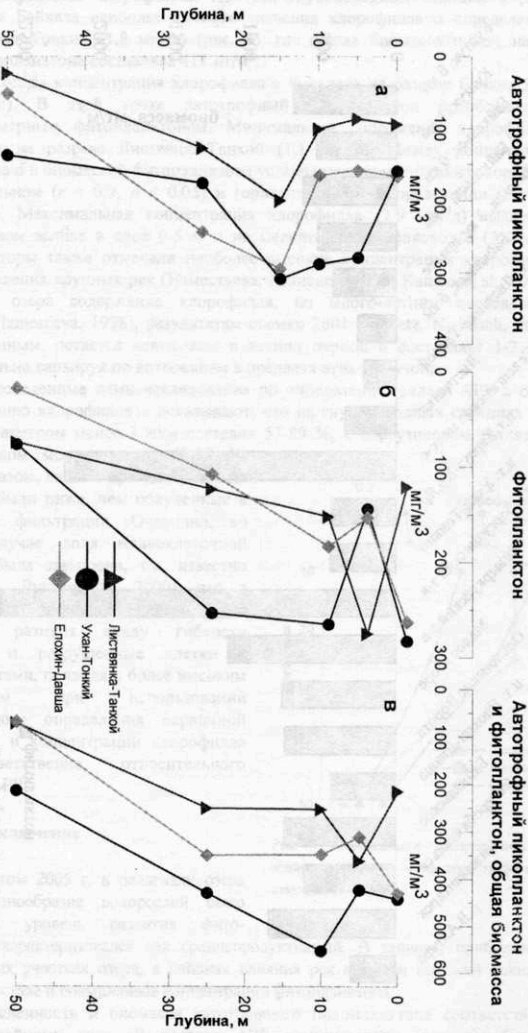


Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) автотрофного пикопланктона, фитопланктона и их суммарной биомассы на трех глубоководных станциях оз. Байкал.

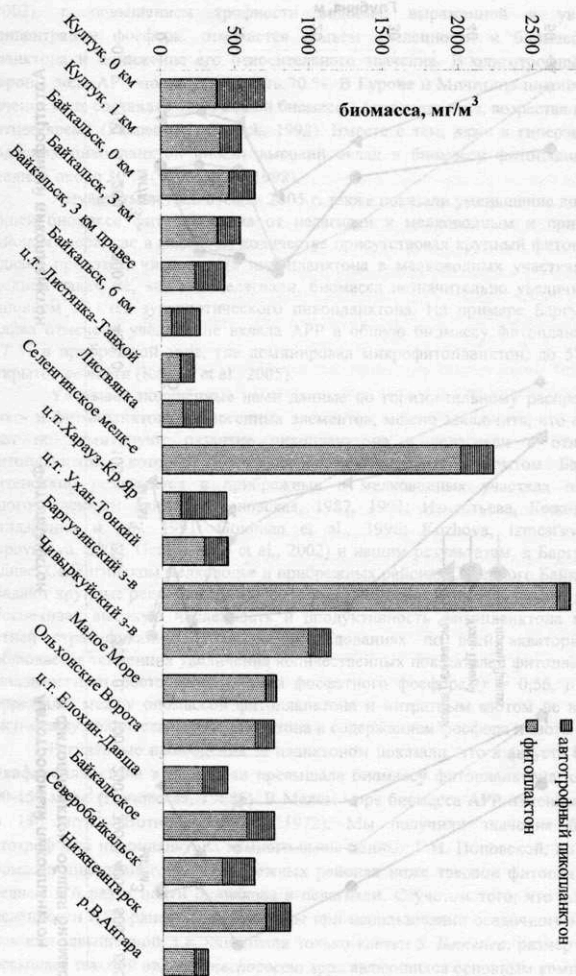


Рис. 5. Горизонтальное распределение биомассы автотрофного пикопланктона и фитопланктона по всей акватории оз. Байкал.

Содержание хлорофилла. Из трех глубоководных станций в разных котловинах Байкала наиболее высокие значения хлорофилла *a* определены на разрезе Ухан-Тонкий (1,8 мкг/л) (рис. 6), где общая биомасса пико-, нано- и микрофитопланктона составляла 412 мг/м³.

Сходная концентрация хлорофилла *a* выявлена на разрезе Елохин-Давша (1,7 мкг/л). В этой точке автотрофный пикопланктон преобладал над крупноразмерным фитопланктоном. Минимальное содержание хлорофилла *a* наблюдали на разрезе Листвянка-Танхой (1,1 мкг/л). Между концентрацией хлорофилла *a* и биомассой фитопланктона установлена положительная корреляция в вертикальном ($r = 0,7$, $p < 0,05$) и горизонтальном распределении ($r = 0,75$, $p < 0,05$). Максимальная концентрация хлорофилла (3,9 мкг/л) выявлена в Баргузинском заливе в слое 0-5 м и на Селенгинском мелководье (3,4 мкг/л). Другие авторы также отмечали наиболее высокие концентрации хлорофилла в местах впадения крупных рек (Изместьева, Кузнецов, 1993; Katano et al., 2005). В пелагиали озера содержание хлорофилла, по много-летним исследованиям (Kozhova, Izmet'seva, 1998), результатам съемки 2001 г. (Fietz, Nicklisch, 2004) и нашим данным, остается невысоким в летний период и составляет 1-2 мкг/л, незначительно варьируя по котловинам в пределах этих значений.

Проведенные нами исследования по определению вклада APP в общую концентрацию хлорофилла *a* показывают, что на глубоководных станциях вклад фракции размером менее 3 мкм составил 57-89 %, в Баргузинском заливе и на Селенгинском мелководье – 60-70 %. Таким образом, данные прямого учета по биомассе были ниже, чем полученные в результате фильтрации. Очевидно, во втором случае доля мелкоклеточной фракции была завышена, т.к. известно (Михеевой, Лукьяновой, 2000), что в пикофракцию проникают клетки более крупного размера ввиду гибкости оболочек и разрушенные клетки с хлоропластами, приводя к более высоким показателям при использовании фракционного определения первичной продукции и концентрации хлорофилла и, соответственно, относительного значения APP.

Заключение

Летом 2005 г. в пелагиали озера Байкал разнообразие водорослей было невысоким, уровень развития фитопланктона характеризовался как среднепродуктивный. В заливах, прибрежных и мелководных участках озера, в районах влияния рек выявлен высокий показатель видового состава и повышенные концентрации фитопланктона.

Численность и биомасса автотрофного пикопланктона соответствовала среднеурожайному году. В составе APP доминировали пикоцианобактерии *Synechococcus* spp. (74-96 %), доля эукариотического пикопланктона была незначительна в открытом Байкале (4 %), увеличиваясь в мелководных и прибрежных участках до 26 %. Горизонтальное распределение общей численности и

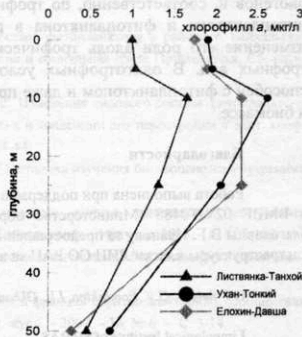


Рис. 6. Вертикальное распределение содержания хлорофилла *a* на трех глубоководных станциях оз. Байкал

биомассы фитопланктона и автотрофного пикопланктона по всей акватории озера в летний период было неравномерным, биомасса фитопланктона варьировала в 38 раз, а APP – в 4. Наиболее продуктивным пикопланктон был на глубоководных станциях в средней котловине озера. Максимальные количественные показатели фитопланктона зарегистрированы в верхнем 10-метровом слое, пик численности автотрофного пикопланктона наблюдался на глубине 15 м.

Вклад APP в общую биомассу фитопланктона изменялся от 3 до 71 % по акватории озера. Доля пикопланктона в общей биомассе была высокой в пелагиали, составляя в среднем 57 % и снижалась в более продуктивных районах озера до 28 %, при этом средняя численность APP в открытой части и мелководных участках озера была сходной. Наибольший вклад APP отмечен в пелагиали северной котловины озера, наименьший – в южной. Уровень развития фитопланктона по всей акватории озера имел положительную связь с содержанием фосфатного фосфора, между количественными показателями APP и биогенами корреляция не обнаружена.

Доля фракции размером менее 3 мкм в общей концентрации хлорофилла *a* достигала 57-89 %, причем на глубоководных станциях вклад пикопланктонной фракции был выше. Содержание хлорофилла *a* в верхнем 50-метровом слое в пелагиали составило 1,1-1,8 мкг/л, в заливах и мелководьях – 3 мкг/л. Таким образом, летом 2005 г. в оз. Байкал роль автотрофного пикопланктона в общей биомассе фитопланктона и концентрации хлорофилла была значительной. Благодаря существованию на Байкале районов, различающихся по содержанию биогенов и, соответственно, по трофности, количественная оценка автотрофного пикопланктона и фитопланктона в различных участках позволила проследить изменение его роли вдоль трофического градиента, от олиготрофных до мезотрофных вод. В олиготрофных условиях пелагиали Байкала APP конкурентоспособен с фитопланктоном и даже превосходит его не только по численности, но и биомассе.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 05-04-97222 и № 05-04-48624 и ВМБФ 02WT0488 (Министерство образования и исследований, Германия). Авторы благодарны В.Г. Иванову за предоставленные данные по температуре и сотрудникам отдела ультраструктуры клетки ЛИИ СО РАН за высказанные замечания и пожелания.

O.I. Belykh, G.V. Pomazkina, I.V. Tikhonova, I.V. Tomberg

Limnological Institute of SB RAS,
3, Ulan-Batorskaya St., 664033 Irkutsk, Russia

CHARACTERISTICS OF LAKE BAIKAL SUMMER PHYTOPLANKTON AND AUTOTROPHIC PICOPLANKTON (RUSSIA)

This work deals with peculiarities of species diversity, abundance and biomass of phytoplankton and autotrophic picoplankton (APP) in different regions of Lake Baikal in summer 2005. The three basins of the lake possess similar dominant complexes of species forming the lake phytoplankton except bays, shoals and near-shore areas where there is an increase in species composition of phytoplankton and high values of abundance and biomass. The level of growth of phytoplankton and picoplankton in the pelagic is mean. The APP contribution into the total biomass of the water area varies from 3 to 71 %, and between 57 and 89 % – into the chlorophyll *a* concentration. There is observed a decrease of picophytoplankton contribution in the

total biomass in bays, and near-shore areas. The APP role in the lake pelagic zone is high; it is 38-62 % in the 0-50 m layer.

Keywords: phytoplankton, autotrophic picoplankton, abundance, biomass, Lake Baikal.

- Антипова Н.Л., Кожов М.М.* Материалы по сезонным и годовым колебаниям руководящих форм фитопланктона оз. Байкал // Тр. Иркут. госуниверситета. Сер. биол. – 1953. – 7, ч. 1-2. – С. 63-68.
- Антипова Н.Л.* Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Тр. ЛИН СО АН СССР. – 1963. – 22, № 2. – С. 12-28.
- Бондаренко Н.А., Гусельникова Н.Е.* Продукция фитопланктона Южного Байкала // Изв. СО РАН. Биол. науки. – 1989. – № 1. – С. 77-80.
- Бондаренко Н.А., Грачев М.А., Земская Т.И., Логачева Н.Ф., Левина О.В.* Содержание АТФ в микропланктоне некоторых районов Байкала // Экология. – 1991. – № 6. – С. 47-55.
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И.* О значении ультрааннопланктонных водорослей в создании первичной продукции Байкала в летний период // Гидробиол. журн. – 1972. – 8, № 3. – С. 21-27.
- Домышева В.М.* Закономерности пространственного распределения и динамика кислорода и биогенных элементов глубоководной области Байкала: Автореф. дис. канд. географ. наук. – Иркутск, 2001. – 16 с.
- Измestьева Л.Р., Кожова О.М.* Структура и сукцессии фитопланктона // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 97-129.
- Измestьева Л.Р., Кузнецов И.Ю.* Опыт пространственного зондирования фитопланктона с применением погружного импульсного флуориметра // Оценка продуктивности фитопланктона. – Новосибирск: Наука, 1993. – С. 61-69.
- Кожова О.М., Павлов Б.К.* Многолетние изменения состава фитопланктона в районе г. Байкальска, Южный Байкал // Природные ресурсы, экология и социальная среда Прибайкалья: Сб. науч. тр. – Иркутск, 1995. – Т. 2. – С. 6-16.
- Кожова О.М., Павлов Б.К., Пешкова Е.В., Святенко Г.С.* Изменение видового состава фитопланктона Южного Байкала в период с 30-х до конца 90-х и тенденции его перестройки // Мат. конф. "Проблемы экологии". – Иркутск, 1999. – С. 34-44.
- Кузьмин Г.В.* Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – С. 73-87.
- Кузьмина А.Е., Белых О.И.* Сезонные изменения видового состава планктонных диатомовых водорослей озера Байкал // Мат. IV Верещаг. Байкал. конф. – Иркутск, 2005. – С. 108-109.
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О.* К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Бот. журн. – 1970. – 55, № 10. – С. 1488-1494.
- Михеева Т.М., Лукьянова Е.В.* Значимость пикопланктонной фракции в фитопланктонных сообществах пресноводных экосистем (обзор) // Гидробиол. журн. – 2000. – 36, № 6. – С. 3-14.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши.* – Л.: Гидрометеоиздат, 1977. – 534 с.
- Поповская Г.И.* Фитопланктон Байкала и его значение в создании автохтонного органического вещества // Крутоворот вещества и энергии в озерных водоемах. – М.: Наука, 1967. – С. 216-222.
- Поповская Г.И.* Новый вид *Synechocystis* Sauv. в планктоне озера Байкал // Новости системат. низш. раст. – Л.: Наука, 1968а. – С. 3-5.
- Поповская Г.И.* Роль ультрааннопланктона в олиготрофных водоемах (на примере Байкала) // Лимнология: Тез. докл. XIV конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, Рига, 1968 г. – Рига: Б.и., 1968б. – Ч. 1. – С. 144-149.
- Поповская Г.И.* О фитопланктоне пелагиали Байкала // Крутоворот вещества и энергии в озерных водоемах. – Новосибирск, 1975. – С. 16-20.
- Поповская Г.И.* Фитопланктон глубочайшего озера мира // Тр. Зоол. ин-та. – 1987. – 172. – С. 107-116.
- Поповская Г.И.* Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958-1990): Автореф. дис. докт. биол. наук. – Новосибирск, 1991. – 32 с.

- Поповская Г.И., Бельх О.И. Этапы изучения автотрофного пикопланктона озера Байкал // Гидробиол. журн. – 2003. – 39, № 6. – С.12-24.
- Святенко Г.С., Павлов Б.К., Пешкова Е.В. Сезонные изменения фитопланктона в Южном Байкале в 1989-1991 гг. // Сибир. экол. журн. – 2002. – № 4. – С.491-497.
- Belykh O.I., Semenova E.A., Kuznedelov K.D., Zaika E.L., Guseynikova N.E. An eukaryotic alga from picoplankton of Lake Baikal: morphology, ultrastructure and rDNA sequence data // Hydrobiologia. – 2000. – 435. – P. 83-90.
- Belykh O.I., Sorokovikova E.G. Autotrophic picoplankton in Lake Baikal: abundance, dynamics, and distribution // Aquat. Ecosyst. Health Manag. – 2003. – N 3. – P. 251-261.
- Bondarenko N.A., Guseynikova N.E., Logacheva N.F., Pomazkina G.Y. Spatial distribution of phytoplankton in Lake Baikal, spring 1991 // Freshwater Biol. – 1996. – 35. – P. 517-523.
- Boraas M.E., Bolgrien D.W., Holen D.A. Determination of eubacterial size and cyanobacterial size and number in Lake Baikal using epifluorescence // Int. Rev. Ges Hydrobiol. – 1991. – 76, N 4. – P. 537-544.
- Callieri C., Stockner J.G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review // J. limnol. – 2002. – 61, N 1. – P. 1-14.
- Fahnenstiel G.L., Carrick H.J. Phototrophic picoplankton in lakes Huron and Michigan: abundance, distribution, composition, and contribution to biomass and production // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1992. – 49 – P. 379-388.
- Fietz S., Nicklisch A. An HPLC analysis of the summer phytoplankton assemblage in Lake Baikal // Freshwater Biol. – 2004. – 49. – P. 332-345.
- Genkai-Kato M., Sekino T., Yoshida T. et al. Nutritional diagnosis of phytoplankton in Lake Baikal // Ecol. Res. – 2002. – 17. – P. 135-142.
- Goldman C.R., Elser J.J., Richards R.C. et al. Thermal stratification, nutrient dynamics, and phytoplankton productivity during the onset of spring phytoplankton growth in Lake Baikal, Russia // Hydrobiologia. – 1996. – 331. – P. 9-24.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in algae, phytoplankton and higher plants // Physiol. Pflanz. – 1975. – 167. – P. 191-195.
- Katano T., Nakano S., Ueno H. et al. Abundance, growth and grazing loss rates of picophytoplankton in Barguzin Bay, Lake Baikal // Aquat. Ecol. – 2005. – 39, N 4. – P. 431-439.
- Kozhova, O.M., Izmet'eva L.R. Lake Baikal: Evolution and Biodiversity. – Leiden: Backhuys Publ., 1998. – 477 p.
- Nagata T., Takai K., Kawanobe K. et al. Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer // J. Plankt. Res. – 1994. – 16, N 8. – P. 945-959.
- Popovskaya G.I. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal // Aquat. Ecosyst. Health Manag. – 2000. – N 3. – P. 215-225.
- Sieburth J., Smetanek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // Limnol. Oceanogr. – 1978. – 23. – P. 1256-1263.
- Stockner J. G. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystem: the view from summit // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1991. – 76. – P. 483-492.
- Vörös L., Callieri C., V. Balogh K., Bertoni R. Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range // Hydrobiologia. – 1998. – 369/370. – P. 117-125.
- Yoshida T., Sekino T., Genkai-Kato M. et al. Seasonal dynamics of primary production in the pelagic zone of southern Lake Baikal // Limnology. – 2003. – N 4. – P. 53-62.

Получена 19.06.06

Подписала в печать Л.А. Сиренко