

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЖИЗНИ ТОЛЩИ ВОД ОЗЕРА БАЙКАЛ

М. М. КОЖОВ

Байкальская биологическая станция Биолого-географического института
Иркутского государственного университета им. А. А. Жданова

В последние годы Байкальской биологической станцией под руководством автора были проведены исследования по программе, охватывающей многие важные стороны жизни толщи вод оз. Байкал как в его открытой, глубоководной части, так и на мелководьях, в промысловых районах. В нашей работе принимали участие Н. Л. Антипова, Г. Ф. Мазепова, Я. Г. Потакуев, Л. Н. Могилев, Е. Л. Шульга, Е. А. Шульгина, Г. Л. Васильева, Е. П. Митрофанова, О. М. Кожова, К. С. Гайгалас, Р. А. Плохих, М. И. Посных и др. В настоящем сообщении мы попытаемся изложить наиболее общие результаты указанных исследований.

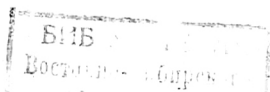
1. О различиях в развитии массовых форм планктона оз. Байкал в разные годы и их причинах

Как известно, в планктоне открытого Байкала наибольшее значение имеют из водорослей — диатомеи *Cyclotella baicalensis* Skv. с ее формами и *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl., а также перидиней из рода *Gymnodinium*, систематически еще слабо изученные; из ракообразных — копеподы *Epischura baicalensis* Sars; *Cyclops baicalensis* Was. и бокоплав *Macrohectopus branizkii* Dyb.; из коловраток — *Synchaeta pachypoda* Jaschn., *Notholca acuminata* Ehrb. и др. (Мейер, 1930; Яснитский, 1930).

Годовые различия в развитии планктона в пелагиали Байкала заключаются главным образом в том, что среди водорослей в некоторые годы исключительное господство принадлежит диатоме *Melosira baicalensis*, в другие годы — диатоме *Cyclotella baicalensis* и некоторым другим видам (Антипова и Кожов, 1953); среди рачков господствует обычно *Epischura baicalensis*, но в некоторые годы бывает всюду обилен *Cyclops baicalensis*, причем не только по мелководьям, но и в глубоководных районах, тогда как *Epischura* в такие годы малочислен (рис. 1—7).

Уже в самом начале весны, в феврале — начале марта, среди водорослей явно преобладает *Melosira* или *Cyclotella*, или развитие начинается с перидиней, а диатомеи появляются несколько позднее.

Melosira в годы ее урожая (рис. 2) дает исключительно высокую (для Байкала) биомассу — до 5—6 г в 1 м³ в период максимума (апрель — май) в среднем на слой 0—25 м. Даже в период отмирания, в июне или в июле, планктонная сеть из газа № 60 извлекает из столба воды 0—250 м под 1 м² до 200—300 г и более сырой массы *Melosira*. Огромные скопления этой водоросли, опускающейся летом в придонные слои, нередко выглядят, как хлопья, забивающие не только планктонные, но и рыбацкие сети. В такие годы *Cyclotella*, как правило, встречается лишь единично. В противоположность *Melosira*, *Cyclotella* даже в годы ее господства никогда не дает высокой биомассы, и в период максимума



последняя измеряется в зоне фотосинтеза лишь немногими десятками миллиграммов в 1 м^3 (Антипова и Кожов, 1953). Перидинеи *Gymnodinium* sp., появляясь ежегодно в самых верхних слоях иногда уже в феврале,

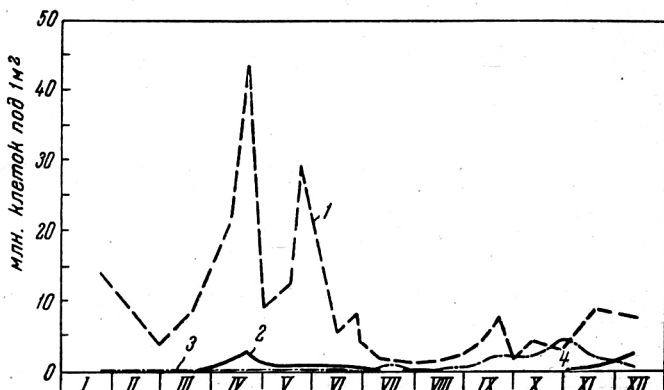


Рис. 1. Число клеток руководящих форм водорослей (без перидиней) в слое 0—50 м под 1 м^2 в млн. в районе Больших Котов в 1,5 км от берега над глубинами 700—800 м в 1949 г. (осадочный метод). В период пика биомасса водорослей в слое 0—50 м достигает под 1 м^2 0,5 г, или в среднем на слой 0,01 г/м³ (без перидиней)

1 — *Cyclotella*, 2 — *Melosira*, 3 — *Asterionella*, 4 — другие водоросли

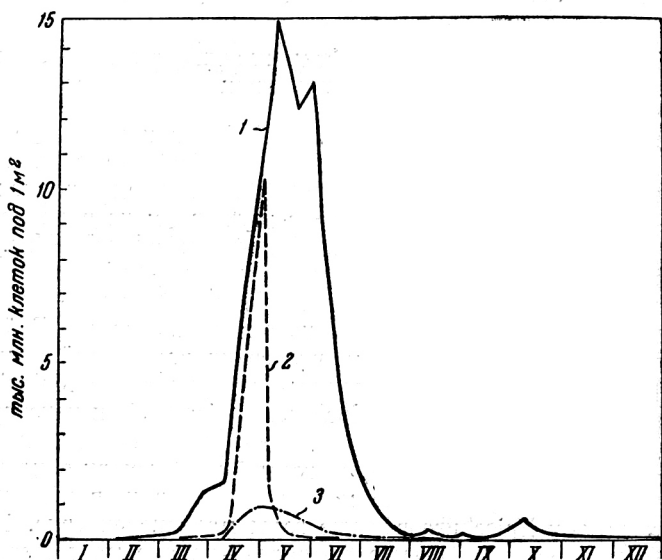


Рис. 2. Число клеток руководящих форм водорослей в тыс. млн. в слое 0—50 м под 1 м^2 в 1950 г. в районе Больших Котов в 1,5 км от берега над глубинами 700—800 м (осадочный метод). В период пика — 28 апреля — вес всех водорослей в слое 0—50 м под 1 м^2 равен приблизительно 222 г, или 4,44 г/м³

1 — *Melosira*, 2 — *Peridiniel*, 3 — *Synedra*

а в некоторые годы позднее, дают также высокую концентрацию, особенно подо льдом, — до 250 тыс. экз. и больше в 1 л даже в начальный период их развития; в период максимума биомасса перидиней нередко исчисляется граммами в 1 м^3 . Все другие водоросли, появляющиеся в

весенний период [*Synedra acus* Kütz., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehrb., *Dinobryon cylindricum* Imh. и др.], составляют обычно лишь очень малую долю общей биомассы водорослей в открытых районах Байкала.

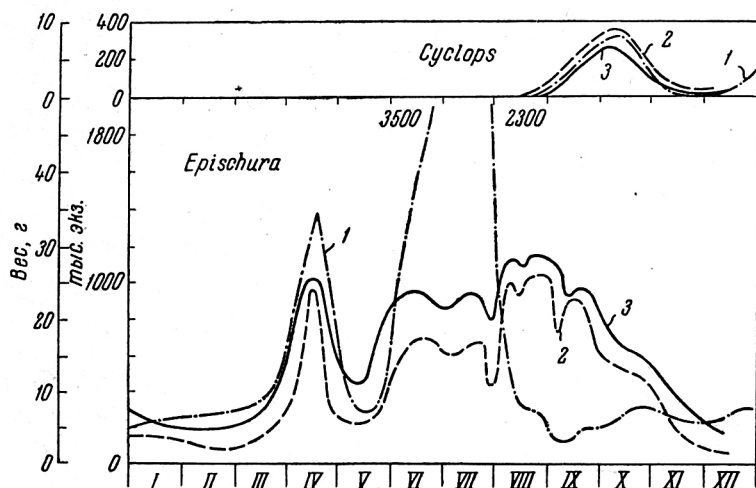


Рис. 3. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1949 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копепоиды, 3 — вес в граммах

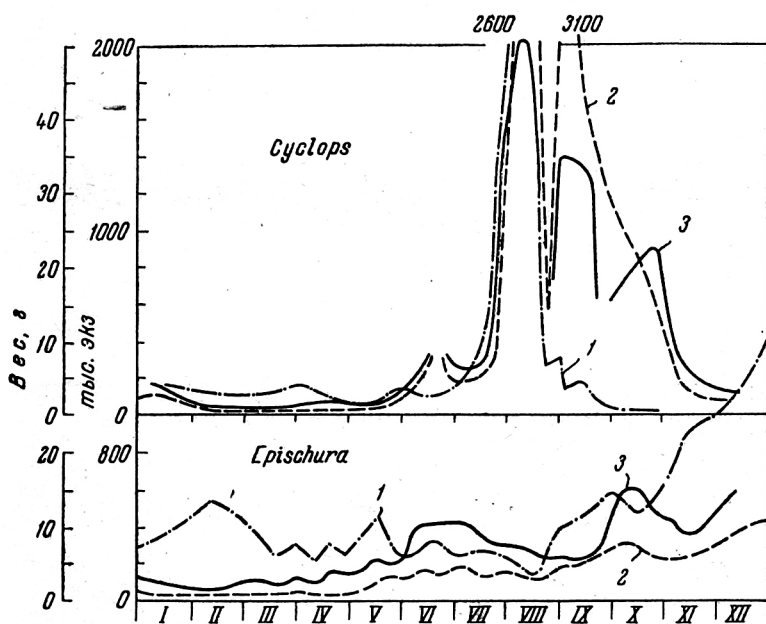


Рис. 4. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1950 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копепоиды, 3 — вес в граммах

Колебания урожая зоопланктона в Байкале также значительны, но имеют меньшую амплитуду, чем у водорослей (рис. 3—7). Как *Epischura*, так и *Cyclops* в некоторые годы дают две, в другие — три генерации. В годы «урожайные» биомасса рачков в открытых районах летом достигает 50—100 г и более под 1 м², а в слое 0—50 м — до 40—80 г, или до 1—2 г

на 1 м³ и более. Однако в другие годы биомасса рачков не превышает 20—30 г под 1 м² в том же слое воды, даже в период максимума.

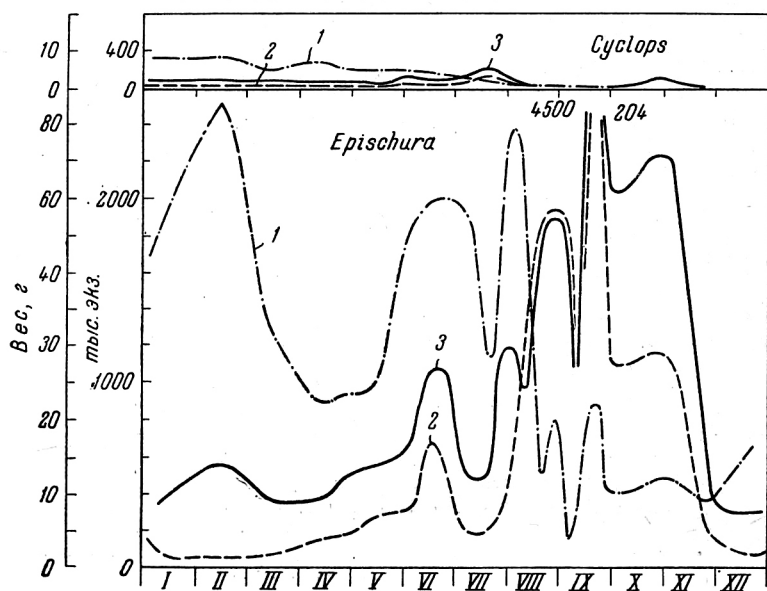


Рис. 5. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1951 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копепоиды, 3 — вес в граммах

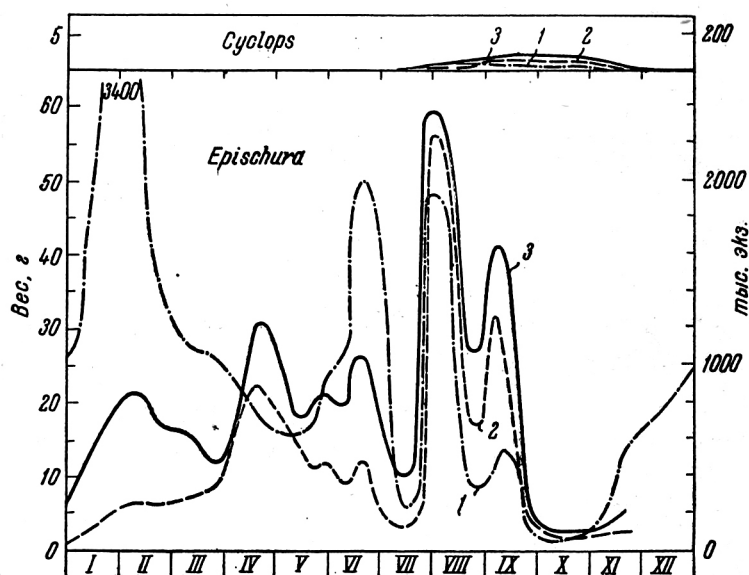


Рис. 6. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1952 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копепоиды, 3 — вес в граммах

Указанные колебания урожаев планктона и различия в качественном составе массовых форм в разные годы, как правило, захватывают все озеро или, во всяком случае, большую его часть. Так, в 1950 г. *Melosira*

baicalensis господствовала по всему Байкалу, но в северных районах она была, повидимому, менее обильной, чем в средней и южной частях озера. В 1953 г. в июне нами были обследованы южная и средняя части Байкала, и всюду было обнаружено необычайное обилие *M. baicalensis* при почти полном отсутствии *Cyclopella baicalensis*. Такая же картина наблюдалась в 1946 г. Нередко к *M. baicalensis* в годы ее урожая примешивается *M. Binderana* Ktz., а на обширных мелководьях она, а также *M. granulata* (Ehrb.) Ralfs преобладают над *M. baicalensis*.

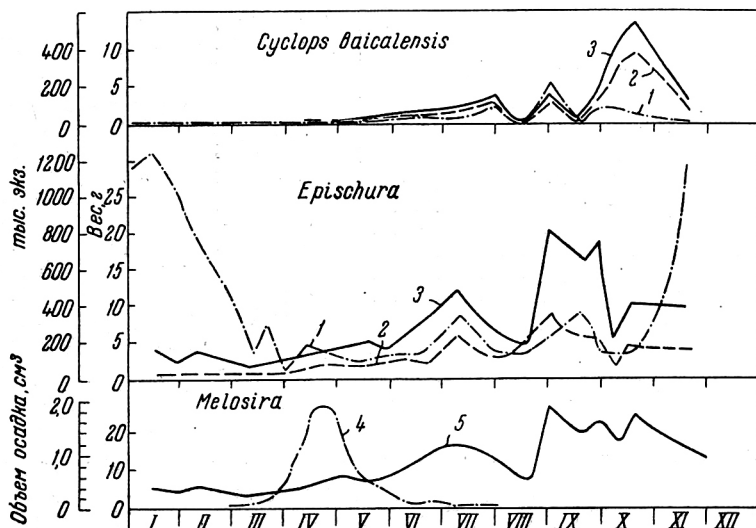


Рис. 7. Сезонный ход изменений планктона в южной части Байкала в 1953 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копепоиды, 3 — вес в граммах, 4 — *Melosira*, 5 — биомасса зоопланктона в граммах

Возможно, что вспышки массового развития *M. baicalensis* не совпадают с массовым развитием «мелководных» видов *Melosira*. Так, в Малом Море в 1952 г. массовое развитие *M. Binderana* было обнаружено уже в феврале, тогда как *M. baicalensis* ни в Малом Море, ни в других районах Байкала в массовом количестве в этом году не появлялась.

В конце июня, в июле и позднее на мелководьях появляются уже летние формы водорослей и среди них синезеленые *Anabaena*, *Gloeotrichia*, диатомеи *Asterionella gracillima* Heiberg, *Melosira granulata* и др., сохраняется кое-где и *M. Binderana*. Но в глубоководных районах, особенно в годы с холодным летом, теплолюбивые летние формы, и тем более синезеленые, развиваются очень слабо. Зато здесь надолго удерживается *M. baicalensis*. Для иллюстрации этого положения приведем такой пример. 16 июля 1950 г. нами был сделан разрез через Байкал в его средней части от губы Таланки, где сильно развиты мелководья, до о-ва Ольхон. Температура воды в это время на мелководьях держалась в поверхностных слоях на уровне 17°, на середине Байкала — от 9 до 9,5°. Распределение водорослей на этом разрезе показано в табл. 1.

Аналогичную картину мы наблюдаем и в горизонтальном распределении массовых форм зоопланктона, особенно копепоид. Байкальский циклоп (*Cyclops baicalensis*) каждый год в том или ином количестве обнаруживается в предустьях рек и в мелководных заливах и бухтах, но при этом избегает глухих и зарастающих бухт, а также глубоководных районов. В сорах он летом также уступает в численности обычным озерным видам циклопов. Но в некоторые годы, как выше отмечено, циклопы широко распространяются по всему Байкалу.

О годовых колебаниях горизонтального распределения биомассы планктонных рачков могут дать представление следующие примеры. В июле 1950 г. (год обилия циклопов) на пространстве от истока Ангары до о-ва Ольхон включительно, занимающем около 1 млн. га (рис. 8),

Таблица 1

Распределение водорослей * на разрезе от губы Таланки до о-ва Ольхон 16 июля 1950 г. (в млн. клеток в 1 м³)

Наименование водорослей	Против губы Таланки, фракция 0—20 м, 3 км от берега (т-ра воды на поверхности 17°)	Середина Байкала против губы Таланки, фракция 0—25 м (т-ра воды на поверхности 9,5°)
<i>Melosira baicalensis</i>	1,5	8,1
<i>M. Binderana</i>	4,0	0
<i>M. granulata</i>	15,0	0
<i>Asterionella</i> sp.	0,5	0
<i>Synedra</i> sp.	0,4	0
<i>Anabaena</i> и др.	37,0	0

* Материалы получены обловом количественной сетью из сита № 60.

участки с биомассой рачков в 400 кг/га и более в слое 0—50 м занимали до 200 тыс. га ($\frac{1}{5}$ часть исследованной площади), с биомассой 200—400 кг/га — около 400 тыс. га. В этот же период (июль) 1951 и 1953 гг. участки с биомассой более 400 кг/га занимали ничтожную площадь. В августе площади с повышенной биомассой рачков обычно увеличиваются, но это увеличение в разные годы идет неодинаково. Так, в августе 1950 г. площадь участков с повышенной биомассой по сравнению с июлем увеличилась очень мало. Зато в августе 1951 г. (рис. 9) площадь участков с повышенной биомассой (400 кг/га и более) по сравнению с июлем сильно расширилась, достигнув 400—500 тыс. га, т. е. сравнялась с площадью таких участков в августе 1950 г. В августе 1953 г. (рис. 10) биомасса рачков лишь в очень немногих местах на мелководьях достигала более 200—300 кг/га. Невысокой она была в это время и в 1952 г. (рис. 11).

Отмеченные здесь резкие изменения качественного состава и биомассы планктона в разные годы, конечно, не могут не влиять на поведение планктофагов, в том числе и на поведение планктоноядных рыб Байкала (омуль, бычки, голомянки), что рассматривается нами в другом месте.

Известно, что для развития фитопланктона важную регулирующую роль играют количество и состав имеющихся в водоеме соединений биогенных элементов — азота, фосфора, железа и т. д. (Гусева, 1947; Лепнева, 1950, и др.). Казалось бы, что и годовые колебания в урожае водорослей могут быть объяснены колебаниями в наличии и в поступлениях в водоем этих соединений. Такое объяснение, вероятно, приемлемо для относительно мелководных проточных водоемов, где весь запас биогенных соединений, накапливающийся за осень и зиму в зоне фотосинтеза, может быть полностью в том же году вовлечен в процесс вегетации. Но для Байкала мы пока не можем принять такого объяснения. Пытаясь сделать анализ известных нам факторов среды, собственных Байкалу, с целью установления их значения для колебаний урожаев планктона, мы пришли к заключению, что колебания в наличии и поступлениях соединений биогенных элементов в Байкале не играют решающей роли

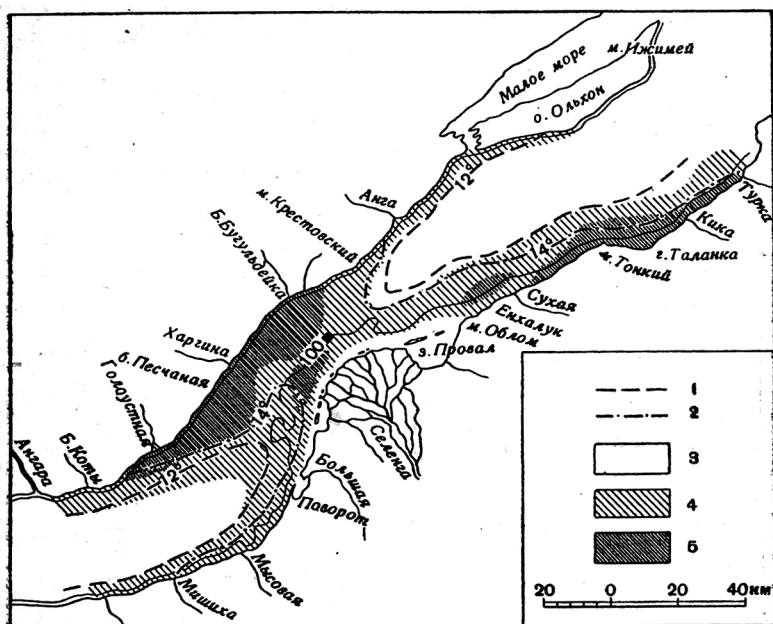


Рис. 8. Распределение температур и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м во второй половине июля — начале августа 1950 г. в средней части Байкала

1 — температура на поверхности 12°, 2 — то же, 14°, 3 — биомасса менее 200 кг/га, или 20 г/м³, 4 — биомасса 200—400 кг/га, или 20—40 г/м³, 5 — биомасса более 400 кг/га, или 40 г/м³

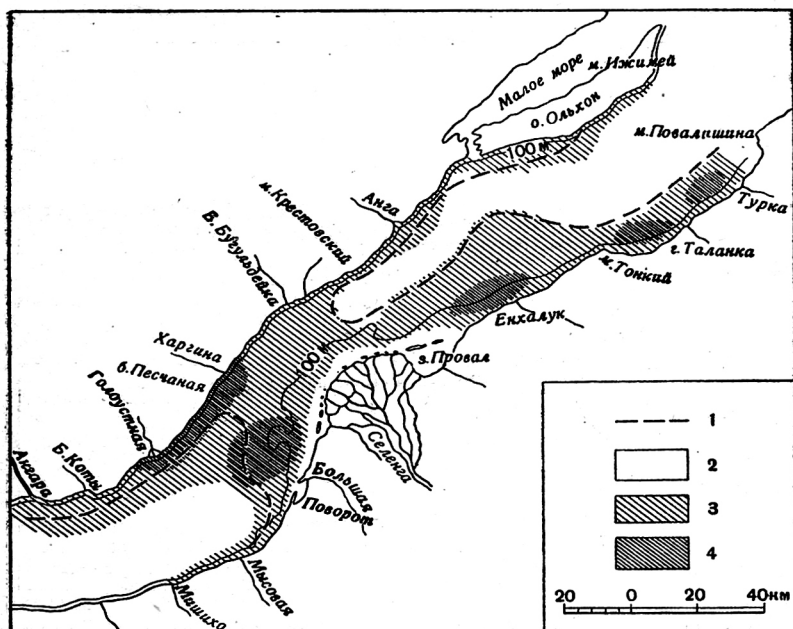


Рис. 9. Распределение температур и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м в конце августа — начале сентября 1951 г. в средней части Байкала

1 — температура на поверхности 11°, на глубине 10 м 8°, 2 — биомасса менее 200 кг/га, или 20 г/м³, 3 — биомасса 200—400 кг/га, или 20—40 г/м³, 4 — биомасса более 400 кг/га, или 40 г/м³

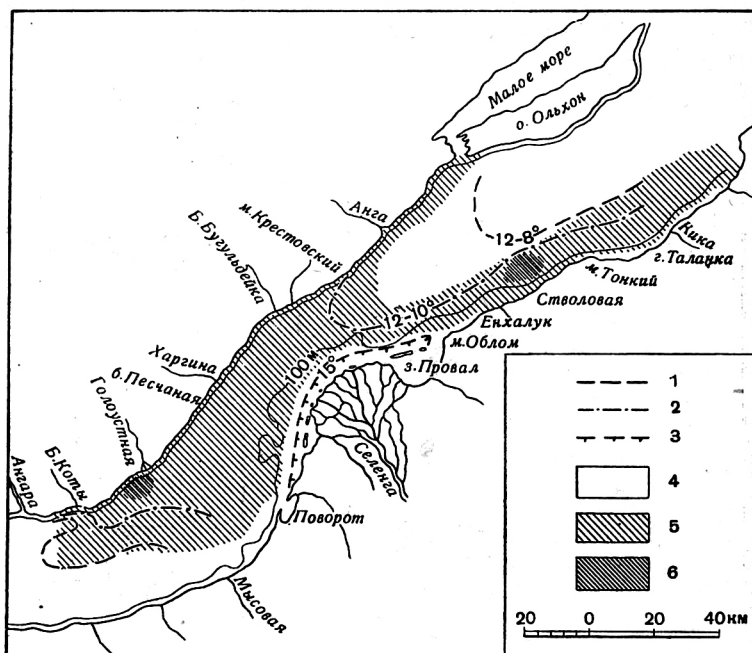


Рис. 10. Распределение температур и биомассы ракового планктона с 23 по 28 августа 1952 г. в средней части Байкала в слое 0—50 м
 1 — температура на поверхности 12°, на глубине 10 м 8°, 2 — температура на поверхности 12°, на глубине 10 м 10°, 3 — температура на поверхности 15°, 4 — биомасса менее 200 кг/га, или 20 г/м³, 5 — биомасса 200—400 кг/га, или 20—40 г/м³, 6 — биомасса более 400 кг/га, или 40 г/м³

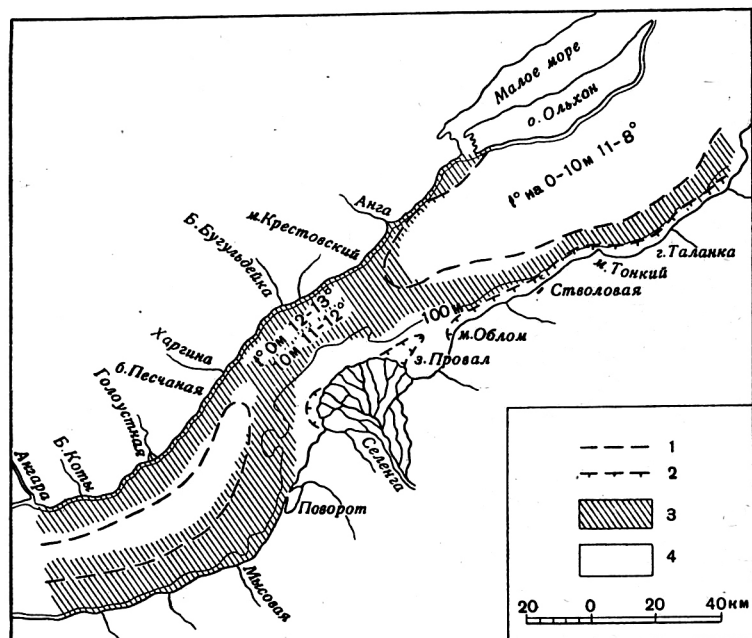


Рис. 11. Распределение температур и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м с 30 августа по 6 сентября 1953 г. в средней части Байкала

1 — температура на поверхности 12°, 2 — то же, 14°, 3 — биомасса 150—200 кг/га, или 15—20 г/м³, 4 — биомасса менее 150 кг/га, или 15 г/м³

в регулировании урожая водорослей. Это подтверждается и исследованиями самых последних лет. Изучение биогенных соединений, проводимое на нашей станции К. К. Вотинцевым, указывает на то, что к началу вегетации количество их в зоне фотосинтеза в разные годы, в том числе и в только что рассмотренные нами, приблизительно одинаково и, во всяком случае, амплитуда их колебаний не соответствует амплитуде колебаний урожая водорослей. Лишь при крайне бурном размножении *Melosira* в годы ее господства она потребляет почти весь наличный запас биогенных соединений, что ограничивает ее дальнейшее увеличение. Вследствие этого размножение у *Melosira* весной происходит скачками. После 2—3 недель бурного увеличения биомассы наблюдается некоторая пауза, затем через несколько дней — новая вспышка и т. д.

Следует отметить также, что в годы, когда *Melosira* очень мало и господствует *Cyclotella*, полного исчезновения биогенных соединений из зоны фотосинтеза даже в конце весеннего периода не наблюдается. Реки, особенно во время паводков, конечно, вносят значительное количество органических веществ и биогенных соединений, поддерживая на известном уровне вековой баланс этих соединений в Байкале. Однако в основной котловине Байкала с его необычайной глубиной, и особенно в районах, весьма отдаленных от рек и не находящихся в зоне влияния течений, направленных от рек, такие пополнения, повидимому, практически не могут оказывать своего благотворного влияния в том же году. Так, например, в Малом Море и вдоль всего западного побережья Байкала совсем нет крупных притоков, тогда как «цветение» водорослей, особенно в годы урожая *Melosira* (например, в 1953 г.), там бывает даже более мощным, чем в участках вблизи устьев рек.

В вопросе о колебаниях урожая водорослей важна, конечно, не только количественная, но и качественная сторона.

За последние 10 лет исключительные урожаи *Melosira baicalensis* наблюдались через промежутки в 2—3 года (1946, 1950, 1953 гг.). В другие годы, как было уже отмечено, из диатомей господствует *Cyclotella*. Перидинея *Gymnodinium* в массовом количестве появляется в некоторые годы уже в феврале (например, в 1954 г.), в другие годы — лишь в апреле, исчезая сразу после вскрытия Байкала ото льда (например, в 1950 г.).

Годовые изменения качественного состава руководящих форм водорослей в крупных бассейнах изучены слабо. Для установления их требуются многолетние круглогодичные и широко поставленные наблюдения, каковые, к сожалению, пока отсутствуют даже для хорошо изученных морей и озер, насколько можно судить об этом по опубликованной литературе. Для вскрытия причин этого явления требуется тщательное исследование биологии массовых видов, учет их требований к условиям развития, их отношения с конкурирующими видами и т. д. И здесь перед нами еще непочатый край работы.

Из имеющихся к настоящему времени наблюдений над фитопланктоном оз. Байкал следует прежде всего подчеркнуть тот факт, что, например, массовое развитие диатомей *Cyclotella* происходит лишь в такие годы, когда нет *Melosira*. Напрашивается предположение, что *Melosira*, появляясь ранней весной в большом количестве в зоне фотосинтеза, подавляет развитие своего конкурента. Обращает на себя внимание также то обстоятельство, что хотя *Melosira* — водоросль весенняя, все же температурный фактор, повидимому, имеет свое значение среди необходимых условий ее массового развития. Так, едва ли случайно, что годам массового развития *Melosira* за 10-летний период наших наблюдений предшествовали годы с относительно теплой и длительной осенью. При этом условия *Melosira* в значительном количестве накапливается в верхних слоях воды, поднимаясь сюда из глубин. Для так называемых летних форм водорослей температура играет, безусловно, важную регули-

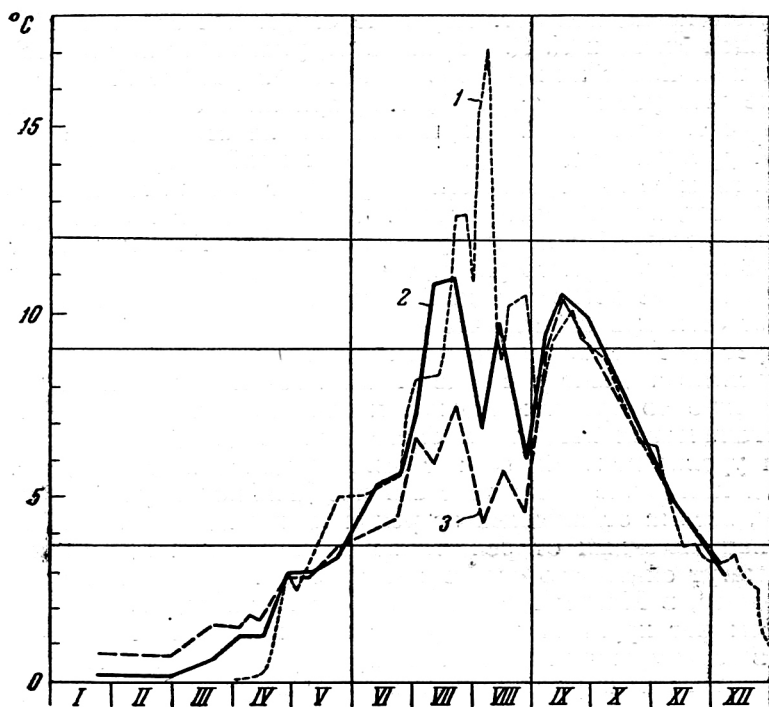


Рис. 12. Температура воды в районе Больших Котов в 1949 г.
 1 — 0 м, у берега, 2 — 0 м, открытый Байкал, 3 — на глубине 25 м

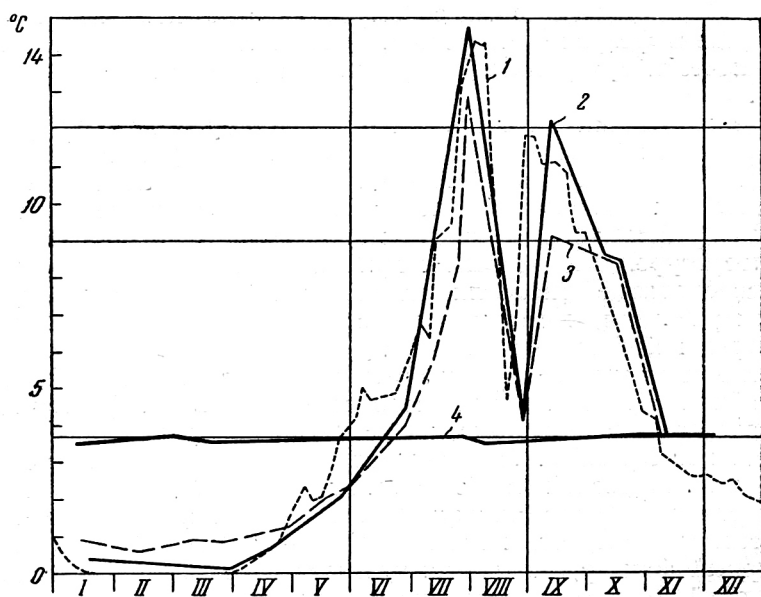


Рис. 13. Температура воды в районе Больших Котов в 1950 г.
 1 — 0 м, у берега (по пятидневкам), 2 — 0 м, открытый Байкал, 3 — на глубине 25 м, 4 — на глубине 200 м

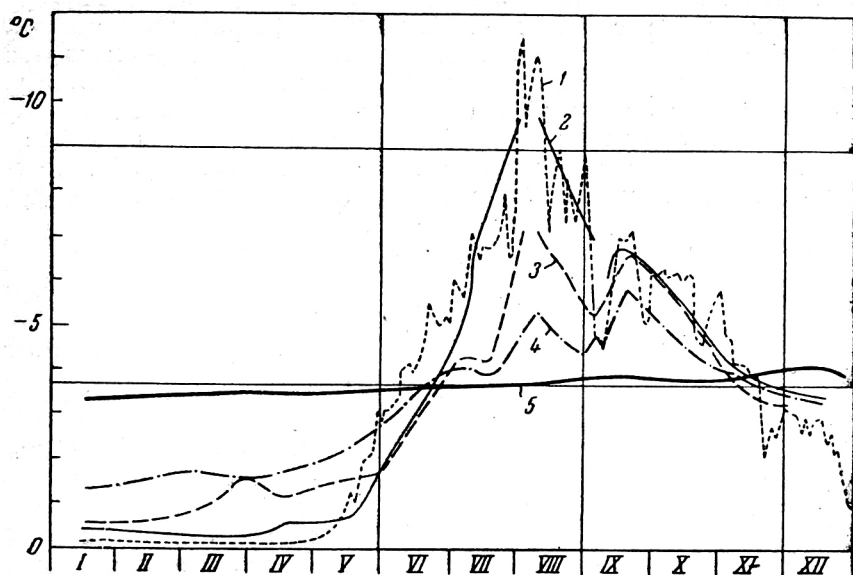


Рис. 14. Температура воды в районе Больших Котов в 1951 г.
 1—0 м, у берега, 2—0 м, в 1,5 км от берега, 3—на глубине 25 м, 4—на глубине 50 м,
 5—на г глубине 250 м

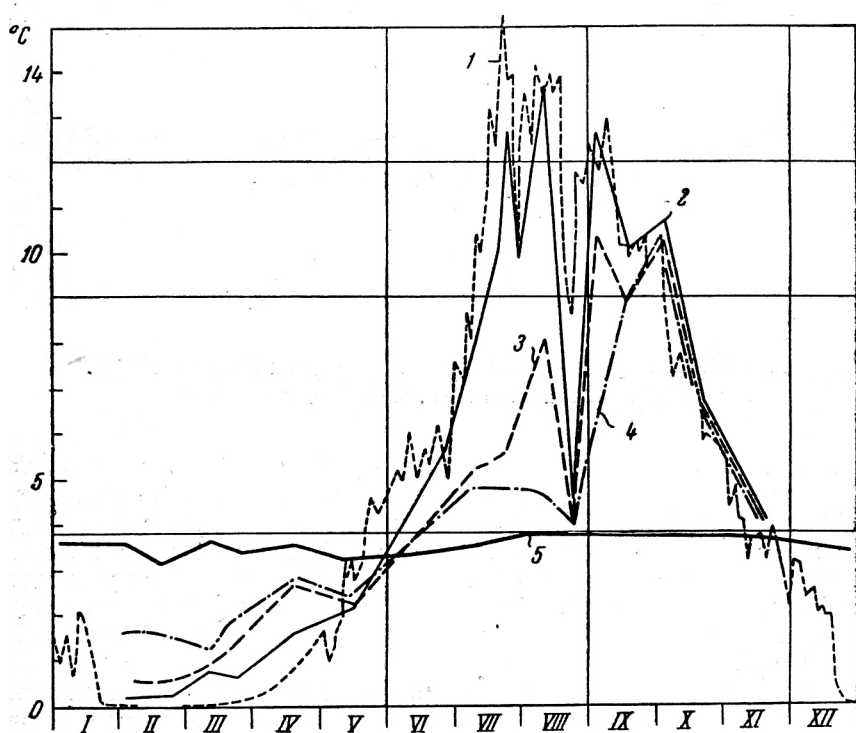


Рис. 15. Температура воды в районе Больших Котов в 1952 г.
 Обозначения те же, что на рис. 14

рующую роль: в годы с холодным летом они в глубоководных районах развиваются крайне слабо, хотя биогенные соединения там имеются в не меньшем количестве, чем на мелководьях, и водоросли постоянно заносятся туда с течениями, направленными от мелководий. Зато в условиях теплого лета летние формы широко распространяются в соседние с мелководьями глубоководные районы, где удерживаются до осени.

Что касается копепод (а также коловраток и инфузорий), то связь между температурным режимом и массовым появлением тех или других

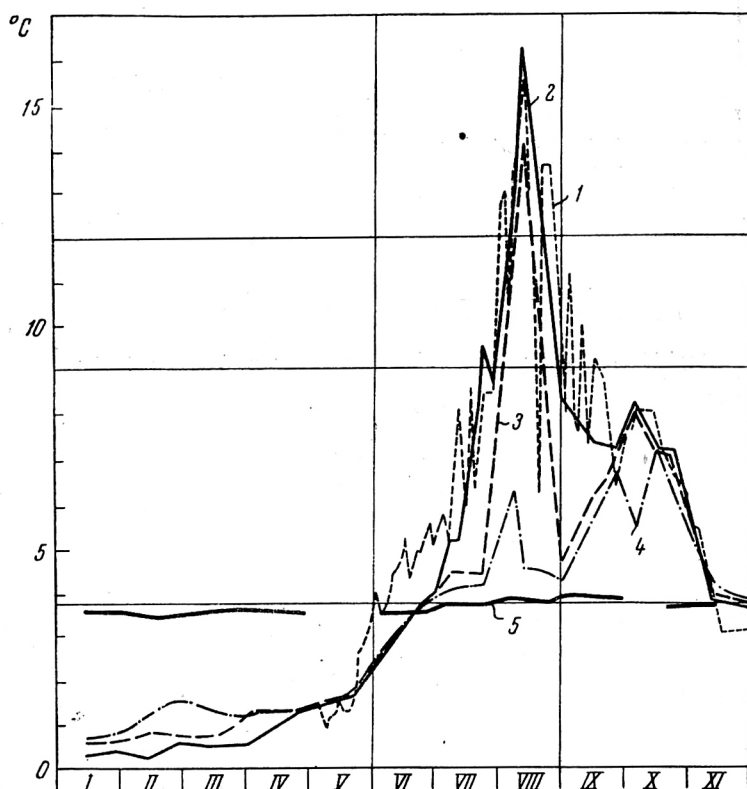


Рис. 16. Температура воды в районе Больших Котов в 1953 г.

Обозначения те же, что на рис. 14

форм в разные годы совершенно ясна. На рис. 12—16 показаны сезонные изменения температуры воды в районе Больших Котов в 1,5 км от берега за 1949—1953 гг. В табл. 2 приведены данные о количестве градусо-дней за эти же годы в период от начала весенней гомотермии до 1 сентября и с 1 сентября до 1 декабря, когда обычно устанавливается уже зимняя стратификация температур. В ней же указана длительность теплого периода, когда температура воды на поверхности выше 12° и на глубине 25 м выше 9°.

Анализируя приведенные данные, а также материалы по температурному режиму вод Байкала и урожаю планктона, опубликованные ранее (Кожов, 1947), мы убеждаемся в том, что для массового появления циклопов в открытых районах Байкала необходимы два главных условия, и из них прежде всего — «теплые» конец лета и осень, предшествующие урожайному году. При этом условия циклопы (преимущественно копеподиты) еще с конца лета распространяются из своих убежищ в заливах, предустьях рек и тому подобных участках в соседние глубоководные районы.

Таблица 2

Материалы по температурному режиму вод Байкала по наблюдениям в районе Байкальской биологической станции (Большие Коты) в 1,5 км от берега, над глубиной в 800 м за 1949—1953 гг.

Годы	Глубина слоя воды в м	Градуco-дни			Сумма градусo-дней лета данного года и осени предыдущего года (I.X—I.XII)	Продолжительность теплого периода в днях						Преобладающие формы планктона		
		от весенней полной тoмпo-термии в кон-це VI до I.X	от I.X до I.XII	всего с конца VI по I.XII		т-ра выше 9°			т-ра выше 12°			водоросли (весна)	в и д ы	высота биомассы
						с весны по I.X	с I.X по 1.XII	всего	с I.X по 1.X	с 1.X по I.XII	всего			
1949	0 25	6700 2092	6540 5920	13240 8012	— —	28 0	30 24	58 24	— 0	0 0	— 0	Cyclotella	Epischura	Относительно вы-сокая
1950	0 25	7000 3530	6700 5000	13700 8530	13540 9450	34 15	30 5	64 20	15 5	5 0	20 5	Melosira	Cyclops	Высокая
1951	0 25	5000 2060	2630 2300	7630 4360	11700 7060	20 0	0 0	20 0	0 0	0 0	0 0	Cyclotella	Epischura	В конце лета вы-сокая
1952	0 25	6680 2650	8180 5950	14860 8600	9310 4950	34 0	44 40	78 40	10 0	6 0	16 0	"	"	Относительно низ-кая
1953	0 25	6660 4060	5360 3800	12020 7940	14840 10010	36 20	0 0	36 20	14 8	0 0	14 8	Melosira	Cyclops + Epi-schura	

водные районы, где продолжают развиваться и зимовывают, рассеиваясь в толще вод. Но для дальнейшего массового развития циклопов будущим летом необходимо второе условие, а именно — чтобы это лето и особенно первая его половина были тоже «теплыми». Только при сочетании этих условий циклопы вытесняют всюду *Erischuga*, распространяясь широко даже в глубоководных районах. Аналогичные условия благоприятны и для развития других относительно теплолюбивых обитателей Байкала — коловраток, инфузорий-сувоек и т. д. и даже кладоцеры *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, иногда *Diaptomus graciloides* и другие копеподы появляются в такие годы в глубоководных районах,

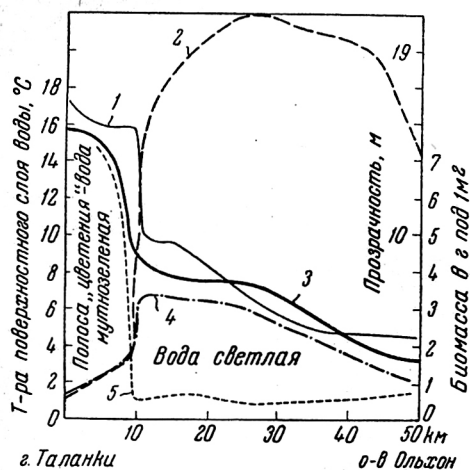


Рис. 17. Разрез от губы Таланки на о-в Ольхон поперек Байкала (расстояние — 50 км) 16 июля 1950 г.

1 — температура, 2 — прозрачность, 3 — биомасса всего зоопланктона, 4 — биомасса *Erischuga*, 5 — биомасса *Cyclops*

июля 1953 г., вода прогревалась очень медленно, развитие циклопов в глубоководных районах задержалось, и преобладание сохранилось за *Erischuga*.

Для *Erischuga* температурные условия второй половины лета и осени также безразличны, но для нее, в противоположность циклопам, излишне высокие температуры воды являются фактором отрицательным. Нередко этот рачок в такие годы заражается сапролегнией и в массовом количестве погибает, что было установлено еще В. Н. Яснитским (1930). Относительно низкая биомасса *Erischuga*, как и всего зоопланктона, наблюдается также в годы с особенно суровым температурным режимом вод в летнее время.

На большую роль температурного фактора в развитии и распределении планктона в летнее время указывают также следующие наблюдения.

1. На рис. 17 показано распределение температур, прозрачности и копеподного планктона на уже упомянутом выше разрезе от губы Таланки поперек Байкала на о-в Ольхон 16 июля 1950 г. Температура воды и рачки распределялись здесь следующим образом. Вдоль берегов губы Таланки, где температура воды на поверхности и на глубине 10 м была равна 16–17°, наблюдалось сильное «цветение» воды и было очень мало *Erischuga*, но зато был очень многочислен циклоп. В 10 км от берега, за зоной интенсивного цветения водорослей, где температура воды на поверхности колебалась от 8 до 10°, численность циклопов резко упала, и преобладание перешло к *Erischuga*, хотя и последняя не была здесь особенно многочисленна.

но преимущественно лишь по соседству с мелководьями. Если же первая половина лета холодная, то развитие циклопов, идущее медленными темпами, летом мало усиливается, особенно в глубоководных районах. Таким было, например, лето 1951 г., в течение которого, несмотря на благоприятные условия осени 1950 г., циклопы в открытых районах были очень малочисленны. Примером такой же задержки в развитии циклопов летом может быть и 1953 г. Вторая половина лета и осень 1952 г. были теплыми; циклопы появились в значительном количестве не только в открытых мелководьях, но и в глубоководных районах. Но после вскрытия Байкала ото льда, весной и в первую половину лета до середины

2. На разрезе от Ушканьих о-вов вдоль Байкала на о-в Ольхон 4 сентября 1951 г. (протяжение — около 70 км; рис. 18) и на разрезе поперек Байкала в средней его части 1 сентября того же года биомасса ракового планктона изменяется явно параллельно изменению темпера-

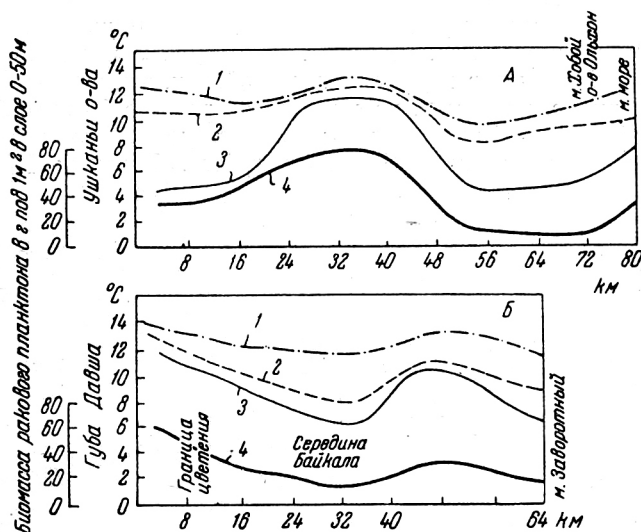


Рис. 18. А — разрез: Ушканьи о-ва — о-в Ольхон — Малое Море 4 сентября 1951 г.; Б — разрез: губа Давша — мыс Заворотный 1 сентября 1951 г.

1 — температура воды на поверхности, 2 — на глубине 10 м, 3 — на глубине 25 м, 4 — биомасса ракового планктона в слое 0—50 м в г под 1 м²

туры (преобладает всюду *Epischura*), причем наиболее высокая биомасса рачков имеет место при температуре на поверхности от 12 до 13° и на глубине 10 м от 10 до 11°.

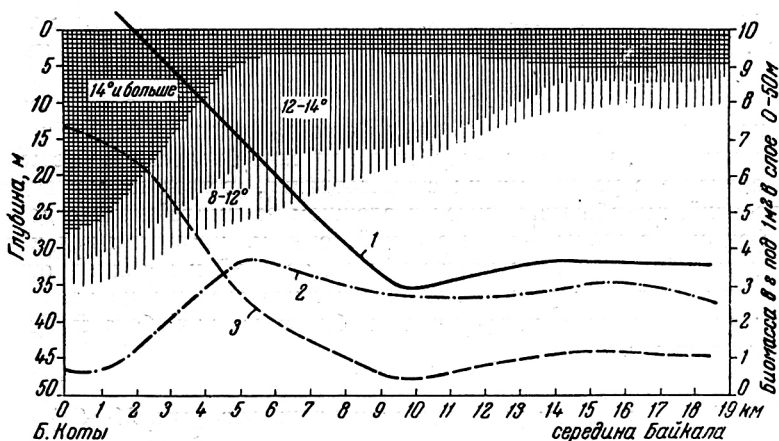


Рис. 19. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м на разрезе: Большие Коты — середина Байкала 13 августа 1953 г.

1 — биомасса общая, 2 — биомасса *Epischura*, 3 — биомасса *Cyclops*

3. На разрезе от Больших Котов (западный берег, район биостанции) поперек Байкала 13 августа 1953 г. (рис. 19) мы опять-таки видим, что наиболее высокая биомасса *Epischura* соответствует температуре в 12—

14° в верхнем 10-метровом слое и от 8 до 12° — на глубине 25 м, тогда как наиболее высокая биомасса циклопов наблюдается в зоне, где температура от поверхности до 25 м — около 14° и больше.

Из этих же материалов следует, что если температура в слое глубин 10—25 м ниже 8°, биомасса *Erischuga* также уменьшается.

Когда к осени температура верхних слоев воды понижается, циклопы, даже в годы их господства, исчезают, и их место частично занимает опять же *Erischuga* как в глубоководных районах, так и на мелководьях. Это хорошо видно, например, из материалов разреза 10 сентября 1953 г. в том же районе, где был сделан разрез 13 августа этого года (рис. 20). К этому времени вода вдоль берегов в районе Больших Котов стала

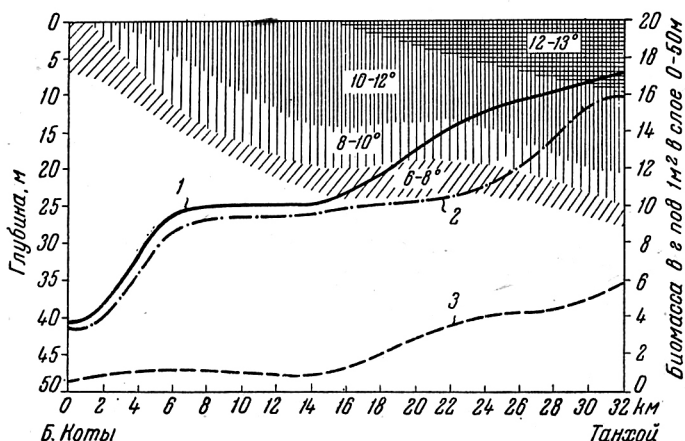


Рис. 20. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м на разрезе: Большие Коты — Танхой 10 сентября 1953 г.

Обозначения те же, что на рис. 19

холоднее, чем вдали от берега (перед этим преобладали ветры с северо-запада). В связи с этим циклопы вдоль берегов стали исчезать, уступая свое место *Erischuga*.

Обобщая приведенные данные о годовых колебаниях в количественном и качественном составе массовых форм планктона в оз. Байкал, мы должны признать, что только глубокое изучение биологии массовых видов в единстве с условиями их существования, вскрытие межвидовых противоречий, вырабатывающихся в сложном взаимодействии с важнейшими факторами среды — температурой, светом, химизмом вод и т. д., может дать объяснение причинности этих явлений и поможет открыть методы для прогнозов урожаев планктона, что совершенно необходимо в целях рационального использования биологических богатств наших крупных водоемов.

2. О вертикальном распределении планктона (рис. 21—27)

В октябре верхние слои воды заметно охлаждаются с одновременным наступлением гомотермии — сначала на уровне 8—9° в слое от 0 до 20—30 м, затем на более низком уровне до 7—6° и т. д., причем слой с приблизительно одинаковыми температурами становится все более мощным. Полная гомотермия всей громадной толщи вод Байкала в южной части его наступает около середины ноября при температуре 3,6—3,8°. Наступление гомотермии сопровождается мощными конвекционными токами, которые, наряду с ветровой циркуляцией, оказывают громад-

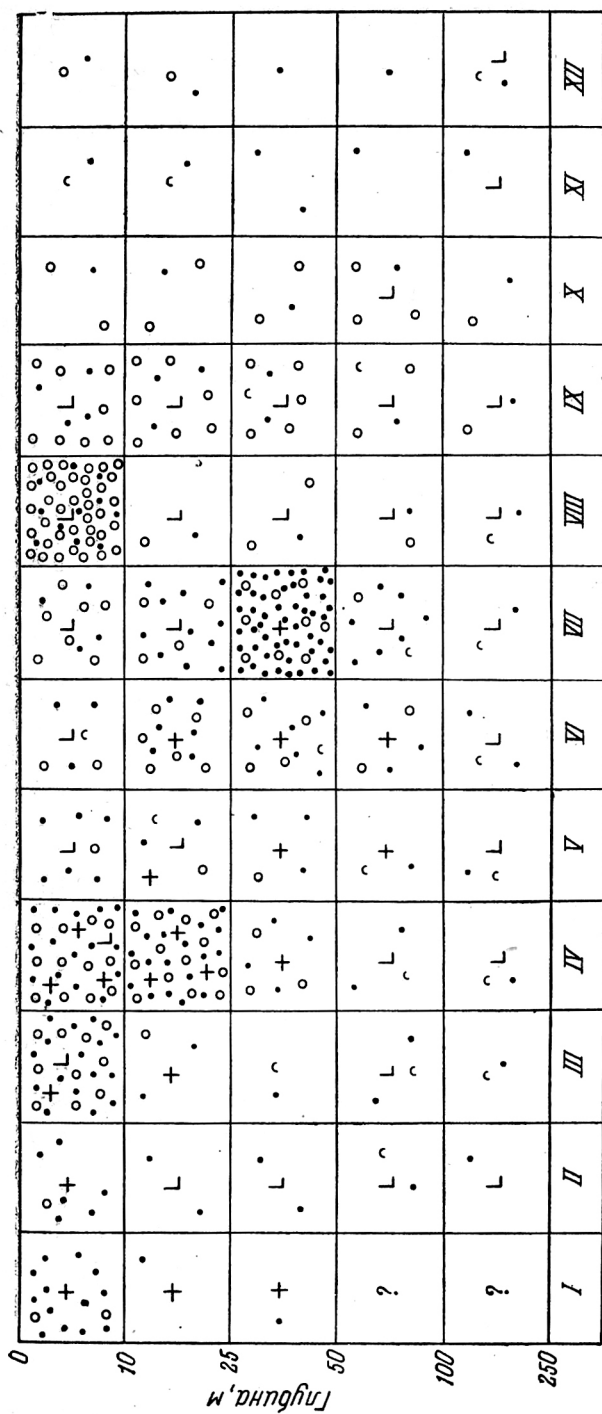


Рис. 24. Схема вертикального распределения *Epischura baicalensis* в слое 0—250 м в 1949 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

1 — науплиусы, 2 — копепоидиты, 3 — копепоиды; каждый значок означает 1000 экз. в 1 м³, более 500 экз. приняты за 1000; менее 500 экз. обозначены: 4 — копепоиды, 5 — копепоиды. Материал получен обловом количественной сетью из газа № 55—60

ное влияние на распределение планктона. Вместе с токами воды мелкие формы планктона перемешиваются в толще вод и рассеиваются. Однако это осеннее рассеивание планктона по вертикали нельзя свести целиком к механическому перемешиванию. Так, например, *Epischura* старших возрастных групп стремятся в этот период удерживаться в более глубоких слоях, на глубине 100—200 м и более.

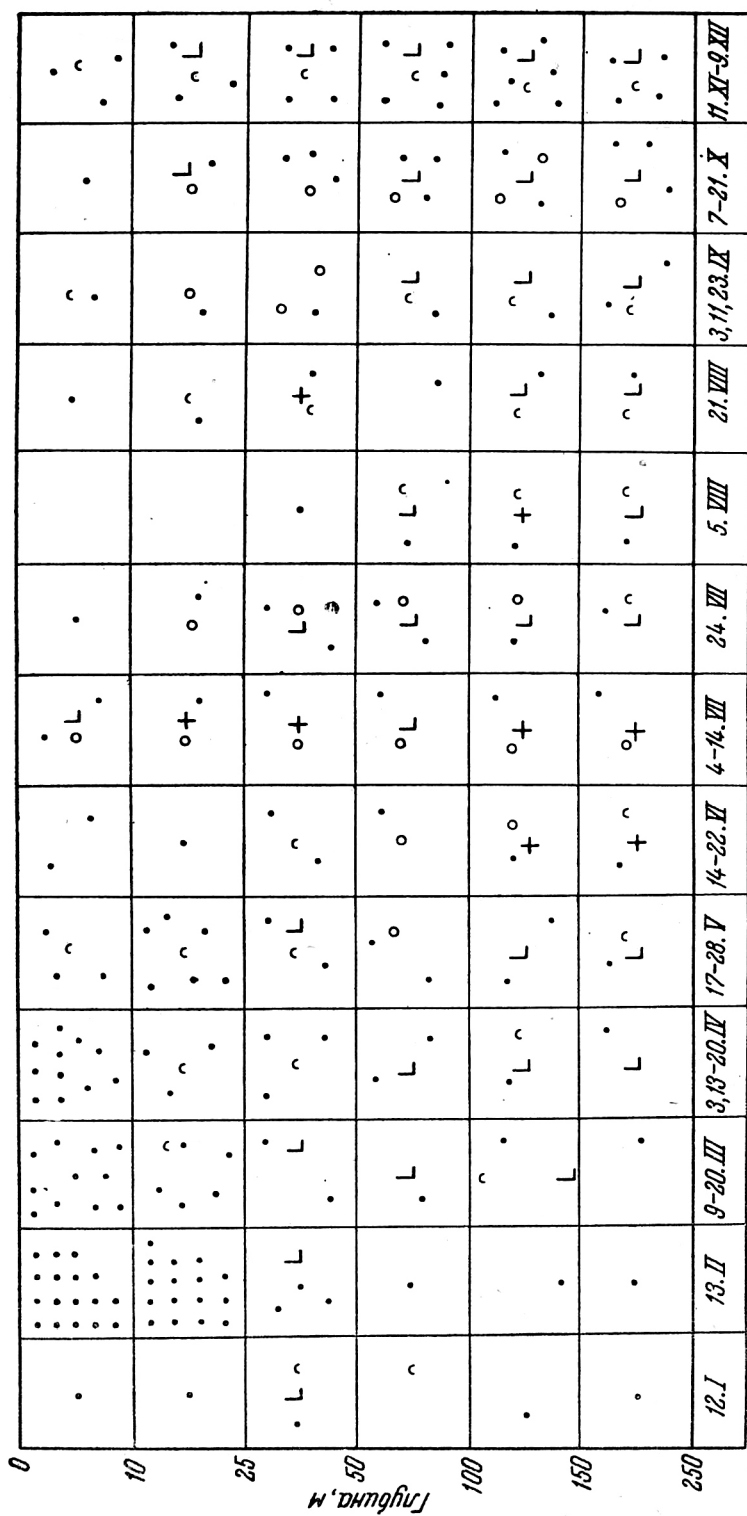


Рис. 22. Схема вертикального распределения *Epischura baicalensis* в слое 0—250 м в 1950 г. в районе Больших Котов, в 4,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

Обозначения те же, что на рис. 21

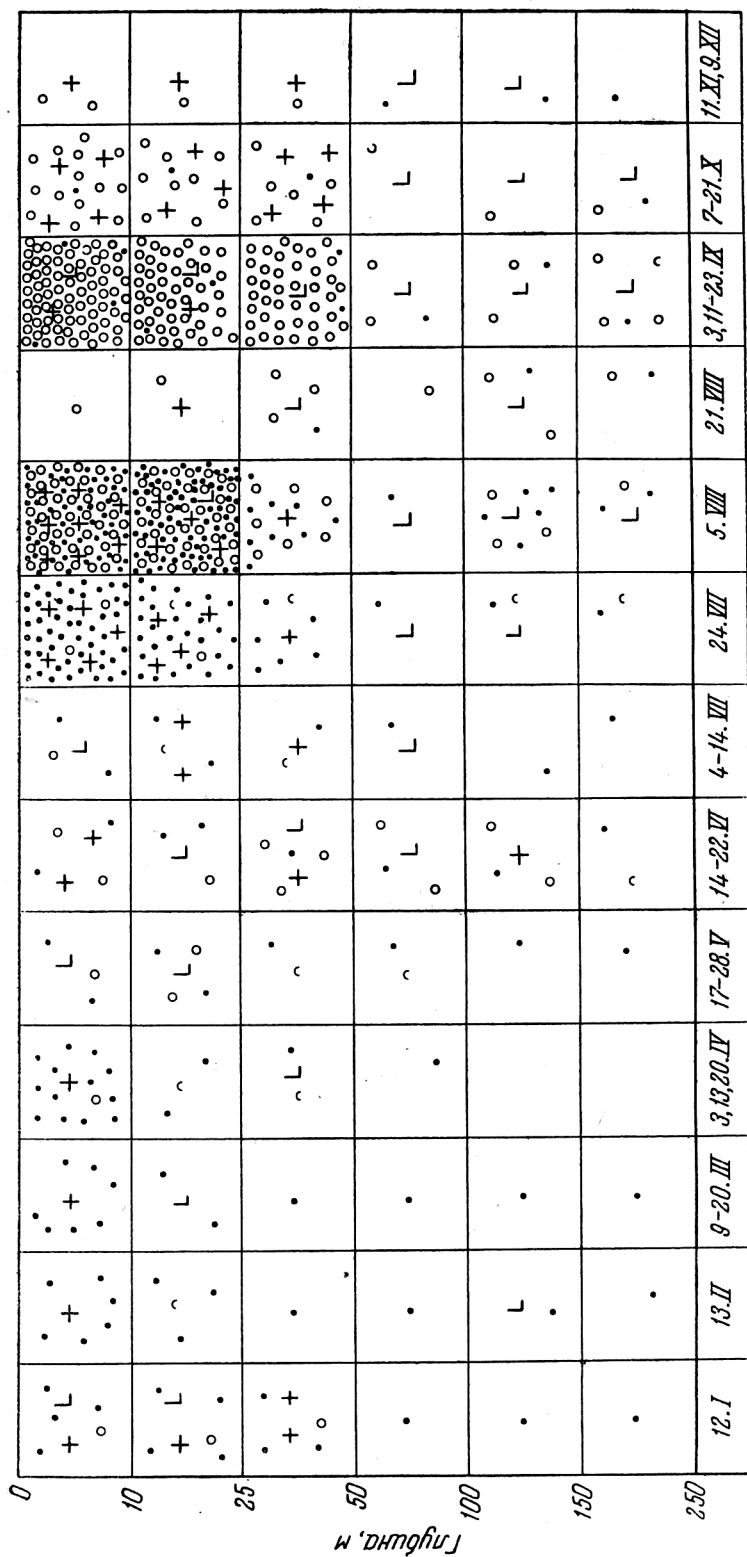


Рис. 23. Схема вертикального распределения *Cusclorps bairdianus* в слое 0—250 м в 1950 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

Обозначения те же, что на рис. 21

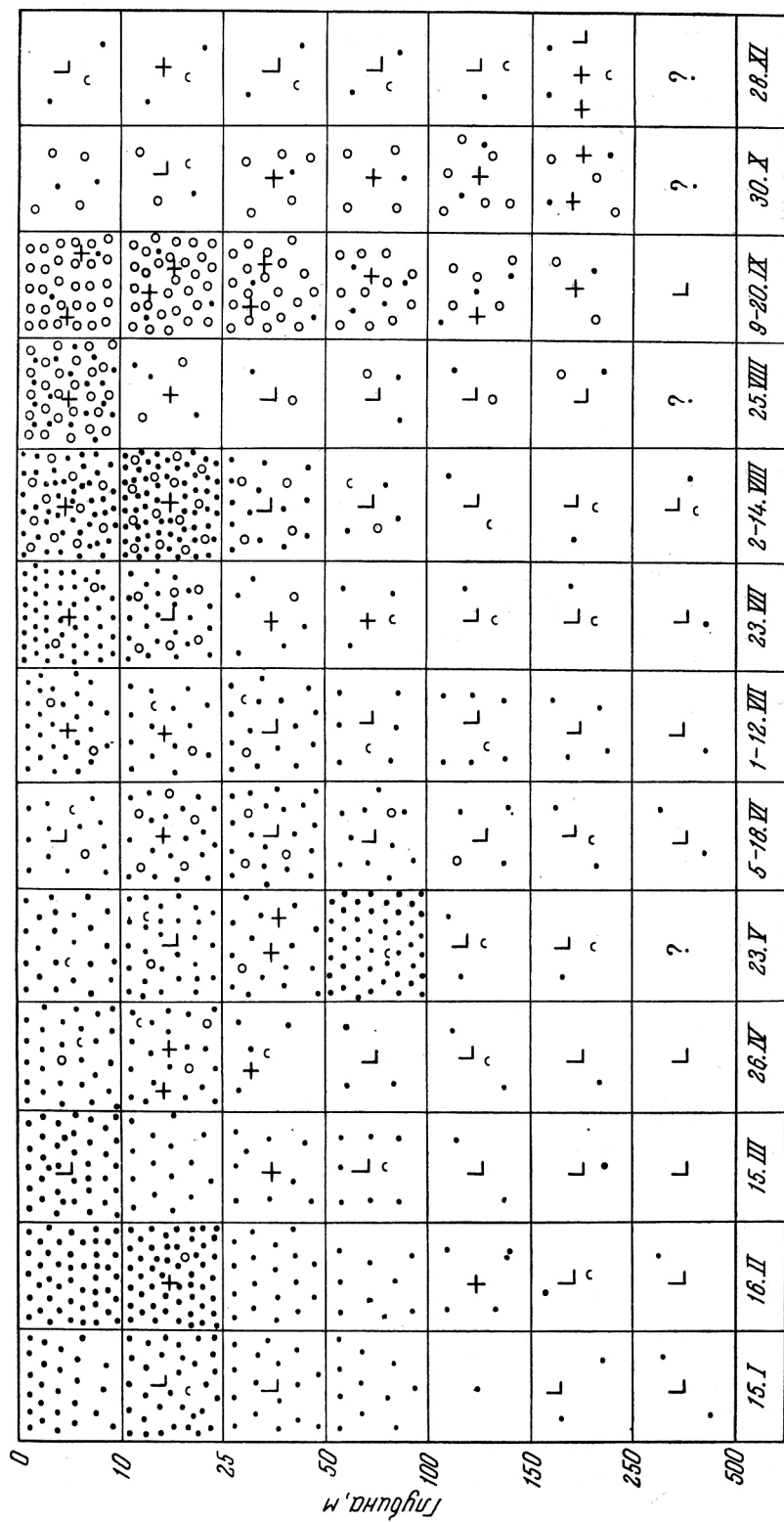


Рис. 24. Схема вертикального распределения *Erischura baicalensis* в слое 0—500 м в 1951 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

Обозначения те же, что на рис. 21

В начале подледного периода немногочисленные, подготавливающиеся к вегетации диатомеи еще рассеяны более или менее равномерно в толще вод, но к февралю наибольшее количество их оказывается в верхнем слое, а затем и под самым льдом, где в это время появляются и перидиней. В феврале верхние слои воды постепенно насыщаются также коловратками, инфузориями, преимущественно из Tintinnidae, науплиусами *Epischura*, поднимающимися к этому времени из глубин, где в основном и происходит их отрождение (рис. 21—24).

В конце февраля, в марте и в апреле имеет место уже резкая вертикальная дифференцировка в распределении планктона. Под самым льдом накапливаются перидиней,

диатомеи и т. д. В марте диатомея *Melosira baicalensis* в годы ее урожая также концентрируется в самом верхнем, подледном слое воды и по мере размножения постепенно распространяется вглубь. Концентрация ее в слое 0—10 м доходит в это время до 200—300 тыс. клеток и более в 1 л. Диатомея *Cyclotella baicalensis* (в годы ее урожая) в противоположность *Melosira*, в течение всего периода развития в общем довольно равномерно распределяется в толще вод до глубины 100—200 м, и в верхних слоях численность ее лишь не намного превышает численность в ниже лежащих слоях (рис. 25). Кроме диатомей и перидиней, весной подо льдом в некоторые годы в громадном количестве появляются зеленые жгутиконосцы. Прозрачность воды, достигающая в декабре — январе в открытых районах 20—30 м и более, понижается в феврале и марте до 10—6 м.

Суточные вертикальные миграции рачков в подледный период имеют свои особенности. По наблюдениям Г. Ф. Мазеповой, копепоидные стадии циклопов подтягиваются в верхний подледный слой воды не к ночи, как летом, а во вторую половину дня, около 14 час., причем собираются они под самым льдом, занимая слой в 0—10 см, а к 16—18 час. рассеиваются в ниже лежащих слоях на глубине 5—15 м. У науплиусов миграции подо льдом менее резко выражены, чем у копепоидов. По наблюдениям Л. Н. Могилева, *Epischura* поднимается в верхний 5-метровый слой также во второй половине дня и опускается вечером. Как у *Epischura*, так и у циклопов в конце ночи имеет место, повидимому, новая концентрация в верхнем слое и затем — опускание утром. В первую половину дня рачки держатся на глубине от 5 до 15—20 м; при этом замечено, что в ясные солнечные дни, когда свет через лед проникает глубоко в толщу вод, особенно в участках, свободных от снега, рачки держатся глубже, чем в пасмурные дни. В пасмурные дни вообще вертикальные миграции рачков подо льдом выражены очень слабо.

После вскрытия Байкала ото льда, в мае и июне снова наступает период интенсивного конвекционного перемешивания водной толщи, всту-

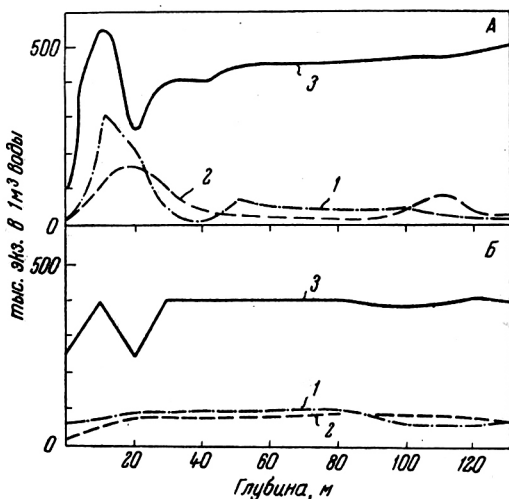


Рис. 25. Вертикальное распределение диатомей *Cyclotella baicalensis* и рачка *Epischura* в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м; А — 4—11 апреля, Б — 4 июня 1949 г. Водоросли даны по материалам осадочного метода, рачки обловлены сеткой из газа № 60

1 — *Epischura* науплиусы, 2 — *Epischura* копепоиды, 3 — *Cyclotella*

пает в действие также и ветровое перемешивание. Вода в верхних слоях постепенно нагревается, и нарастает гомотермия сначала в верхних слоях, на уровне 2—3°, а затем, к концу июня, наступает более или менее полная весенняя гомотермия всей толщи вод. Планктон в верхних слоях воды в этот период редет и рассеивается, начинается массовое отмирание весенних водорослей и опускание их вглубь. Рассеивается в толще вод и зоопланктон, а половозрелые *Erischuga* опускаются в глубокие слои и приступают к размножению.

С момента наступления летнего распределения температур в вертикальном распределении планктона происходят крупные изменения. В годы урожая *Melosira* нити ее, медленно погружаясь вглубь, образуют в различных горизонтах скопления, особенно густые в придонных слоях. Эти скопления располагаются как бы ярусами, очевидно, соответственно периодам бурного развития, сменяющимся периодами угасания, на что указывалось выше.

В конце июня и в июле происходит новое перемещение всех групп зоопланктона в верхние слои воды. В течение всего лета основная масса циклопов (в годы их обилия) держится в самом верхнем слое воды от 0 до 25—30 м (рис. 23). В годы господства *Cyclotella* и отсутствия циклопов *Erischuga* в открытых районах в течение всего лета до глубокой осени продолжает также держаться в слое от 0 до 30—50 м (рис. 21 и 24). Но в годы обилия *Melosira* и циклопов старшие копепоидитные стадии *Erischuga* предпочитают глубокие слои (рис. 22).

Вертикальные суточные миграции рачков летом хорошо выражены. По наблюдениям Л. Н. Могилева и Г. Ф. Мазеповой, а также и по более ранним исследованиям А. А. Захваткина (1932) и нашим, подъем *Erischuga* и *Macrohectopus* к поверхности происходит вечером (в июле — около 20—22 час.). Рачки в первую половину ночи обычно густо заселяют верхний 2—5-метровый слой воды, где удерживаются до полуночи. После этого они несколько рассеиваются, а к утру снова концентрируются в верхнем слое, после чего опускаются в более глубокие слои, где и остаются весь день. В светлое время суток на разрезах по Байкалу летом мы обнаруживаем основную массу *Erischuga* и *Cyclops* всегда в слое 0—25 м (пасмурные и туманные дни) или в слое 20—40—50 м (в ясные солнечные дни). После сильных штормов рачки вообще оказываются сильно рассеянными в толще вод (рис. 22 и 23—21 августа 1950 г.), причем после продолжительных жестоких ветров с северо-запада (сарма, горная) молодь рачков вдоль западных берегов в значительной мере гибнет, очевидно, вследствие резкой смены температур.

Следует отметить, что в своих суточных вертикальных миграциях рачки летом пересекают слои с резко различной температурой. В теплое время суток рачки кормятся в верхнем слое, имеющем в июле — августе температуру в 12—15° и выше, а переваривают пищу в слое воды с температурой в 6—8° и ниже.

Обобщая имеющиеся у нас материалы по вертикальному распределению планктона в оз. Байкал, мы приходим к заключению, что сезонная, а для многих видов и суточная смена зон массового обитания является важнейшим элементом их жизненного цикла, вырабатывающимся в процессе приспособления к абиотическим и биотическим факторам среды. Основным моментом в этом процессе является потребность в пище и в необходимых условиях размножения. Под мощным влиянием абиотических факторов, свойственных водоему, и особенно температурного и светового режимов, в процессе приспособления вырабатывались не только определенные комплексы обитателей толщи вод, но и сложные взаимоотношения между видами внутри этого комплекса. Из них наиболее важны, безусловно, пищевые взаимоотношения. Через смену зон обитания, сезонную или суточную, отдельные виды обитателей толщи вод вступают в непосредственный контакт между собою или, наоборот, стремятся актив-

но избежать этого контакта (см. об этом ниже). Таким образом, как сезонная, так и суточная смена зон обитания не что иное, как конкретное выражение одной из важнейших сторон межвидовых противоречий, создающихся главным образом на основе пищевых взаимоотношений под мощным влиянием абиотических факторов среды. Прямое действие факторов водной среды на вертикальное распределение планктона, например механическое перемешивание вследствие конвекционных токов, прямое действие света и т. д., имеет в смене зон обитания подчиненное значение.

3. О трофических связях между обитателями пелагиали Байкала

Основным фитопланктофагом в Байкале, как уже было отмечено, является рачок *Epischura baicalensis* (Кожова, 1953). Фитопланктоном питаются также молодь бокоплава *Macrohectopus* (Вилисова, 1952), некоторые крупные коловратки (*Synchaeta pachypoda*, *Notholca acuminata*, *Asplanchna* и др.) и инфузории. Такие фильтраторы, как ветвистоусые рачки *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris* и др., в пелагиали Байкала встречаются лишь единично.

Epischura и отчасти циклопы служат основной пищей омулю, бычкам *Cottosomorphus* и молоди голомянок. Молодь *Epischura* истребляют также циклопы, являющиеся в основном хищниками (Мазепова, 1952), и бокоплав *Macrohectopus*. Старшие возрастные группы голомянок питаются бокоплавом *Macrohectopus*, молодью бычков и своей собственной. Молодь бычков составляет также значительную долю рациона омуля. Бычки *Cottosomorphus* и голомянки являются главной пищей байкальского тюленя (Иванов, 1938). Таковы основные пищевые связи среди обитателей толщи вод Байкала. Исходным, первичным звеном всей этой пищевой цепи являются прежде всего весенние формы диатомей и отчасти перидиней.

Возникает вопрос: когда, как и в каких количественных отношениях осуществляется контакт между главными звеньями пищевой цепи в открытых водах Байкала?

Как уже было отмечено, биологическая весна в Байкале начинается в феврале — марте, когда в верхних слоях воды накапливаются способные к вегетации водоросли. Как раз к этому времени достигает максимума численность науплиусов первой (зимне-весенней) генерации *Epischura*, которые, отрождаясь в глубоких слоях воды, в феврале — марте всплывают наверх, в зону фотосинтеза. Рост науплиусов и их превращение в копеподитные стадии идет весной параллельно увеличению биомассы водорослей в зоне фотосинтеза (рис. 1 и 3), а вертикальное распределение водорослей (рис. 25) вполне совпадает с вертикальным распределением *Epischura*. Однако такой параллелизм в течение всей весны наблюдается лишь в годы господства диатомей *Cyclotella* и обилия перидиней, за счет которых эти рачки в основном и питаются. При этом, однако, обращает на себя внимание тот факт, что биомасса рачков в течение всей весны в годы господства *Cyclotella* во много раз превышает биомассу этой диатомей в одном и том же слое воды. Например, в 1949 г. (рис. 1 и 3) в апреле биомасса *Epischura* в районе Больших Котов в слое 0—50 м достигала 10—20 г под 1 м² (0,2—0,4 г в 1 м³), а биомасса всех водорослей (без перидиней) в том же слое — всего лишь 0,5—1 г (10—20 мг на 1 м³), т. е. была примерно в 20 раз меньше биомассы рачков. Биомасса перидиней в этом году не была исследована; она могла быть высокой, но перидинеи густо заселяют лишь самый верхний слой воды и обычно появляются в Байкале на короткий срок, поэтому большого значения в питании рачков в течение всей весны, очевидно, иметь не могут, хотя в период их развития они составляют существенную долю пищевого рациона рачков, коловраток, инфузорий и т. д. В годы господства диатомей *Cyclotella* именно последняя является главным источником питания

Epischura, по крайней мере, в течение всей весны и отчасти первой половины лета. Поэтому выедание должно играть значительную роль в регулировании численности Cyclothella, и чтобы поддержать эту численность, она должна обладать очень высокой энергией размножения. В свою очередь, колебания урожая Cyclothella должны отражаться на состоянии популяции Epischura.

Совсем другая картина наблюдается в годы обилия диатомеи Melosira. В такие годы лишь в начале периода вегетации (февраль — март), когда численность Melosira еще невелика, увеличение биомассы водорослей и рачков идет параллельно (рис. 2 и 4), а вертикальное распределение рачков совпадает с вертикальным распределением водорослей. Но

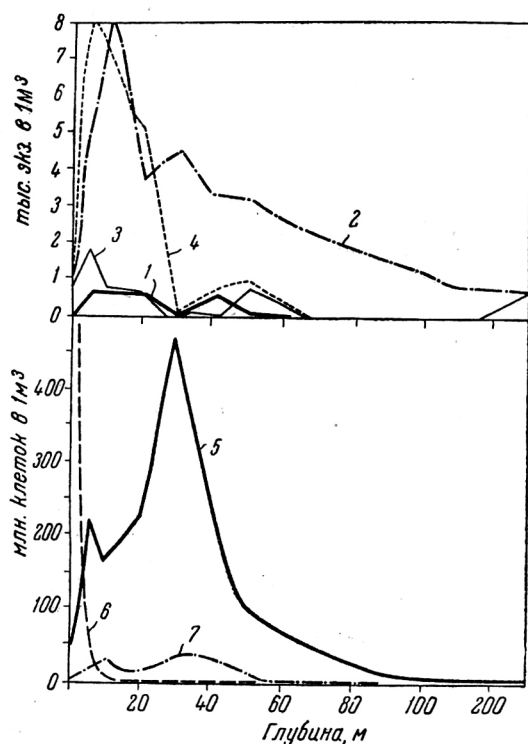


Рис. 26. Вертикальное распределение массовых форм планктона в районе Больших Котов 28 апреля 1950 г. (осадочный метод)

1 — *Epischura* копеидиты, 2 — *Epischura* науплиусы, 3 — *Cyclops* копеидиты, 4 — *Cyclops* науплиусы, 5 — *Melosira*, 6 — *Peridinium*, 7 — *Synedra*

когда численность *Melosira* становится очень высокой, *Epischura* исчезает из зоны фотосинтеза, перестает здесь размножаться, и корреляция между распределением рачков и *Melosira* становится отрицательной (рис. 26 и 27), а нарастание биомассы рачков резко отстает от темпов нарастания биомассы водорослей (рис. 2 и 4). Так, в апреле 1950 г. сырой вес *Melosira* достигал в районе Больших Котов в слое 0—50 м под 1 м² 150 г, кроме того, здесь было перидиней не менее 100 г, всего до 250 г, или до 5 г, в 1 м³ в среднем на слой 0—50 м, причем в верхнем 10-метровом слое концентрация водорослей, вероятно, достигала 15—20 г в 1 м³. В этот же период биомасса *Epischura* не превышала под 1 м² 3—5 г в слое 0—50 м (60—100 мг в 1 м³), т. е. была в десятки раз меньше биомассы водорослей. Аналогичная картина наблюдалась в 1953 г.

(рис. 7). В апреле этого года биомасса *Melosira* с примесью других водорослей в слое 0—25 м под 1 м² достигала не менее 100 г (4 г в 1 м³), а биомасса *Epischura* в это же время была всего лишь 1—2 г (40—80 мг в 1 м³). Если принять во внимание, что производительность *Melosira* должна во много раз превышать ее максимальную биомассу, то становится ясным, что в годы урожая *Melosira* лишь очень малая доля ее продукции идет в пищу фитопланктофагам, основная же часть колоний этой водоросли разлагается в толще вод или уходит на дно и выедание ее в зоне фотосинтеза практически не имеет значения.

После того как температура верхних слоев воды достигает 6—8° и более, во взаимоотношениях между фитопланктоном и его потребителями наступают значительные изменения. В глубоководных районах, вдали от обширных мелководий, переход от весеннего режима к летнему очень

сглажен, так как прогревание воды идет очень медленно; нередко в конце июля, а в холодные годы — даже в августе в зоне фотосинтеза продолжают встречаться весенние формы диатомей, и контакт между ними и их потребителями резко не нарушается. По соседству с мелководьями к весенним диатомеям примешиваются в том или ином количестве теплолюбивые виды диатомей и других водорослей, а в теплые годы — и синезеленые *Anabaena*, *Gloeotrichia* и т. д. Все эти водоросли, и особенно диатомей, летом всегда можно обнаружить в желудках *Epischura*.

Однако общая биомасса этих водорослей в открытых районах летом бывает всегда намного ниже биомассы зоопланктона, которая как раз летом и достигает годового максимума (рис. 1—7).

Обратная корреляция в развитии фито- и зоопланктона в летнее время, как известно, — обычное явление в крупных бассейнах. К. В. Бекле-

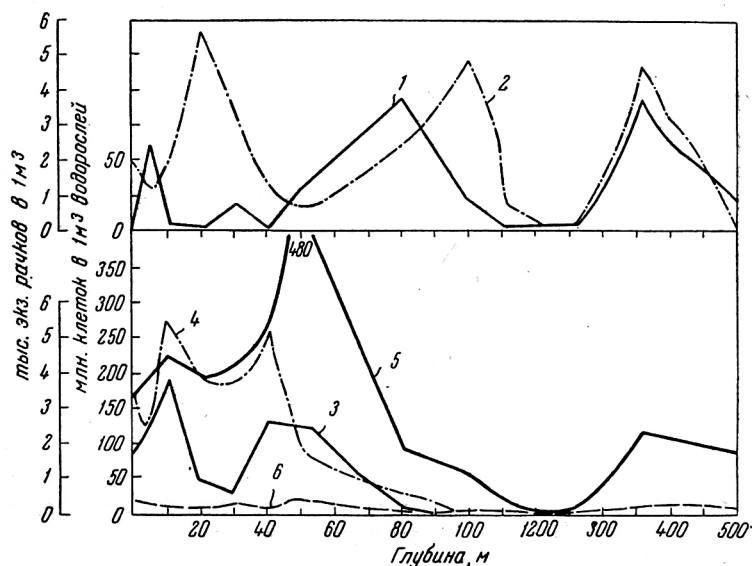


Рис. 27. Вертикальное распределение массовых форм планктона в районе Больших Котов 23 мая 1950 г. (осадочный метод)

1 — *Epischura* копепоиды, 2 — *Epischura* науплиусы, 3 — *Cyclops* копепоиды, 4 — *Cyclops* науплиусы, 5 — *Melosira*, 6 — *Synedra* и др.

мишев (1953) считает достаточным объяснением несовпадения максимумов численности фито- и зоопланктона более медленное развитие последнего. По Гарвею, разделение во времени массового развития диатомей и ракообразных в морях определяется условиями существования, причем для диатомовых важны условия, существующие в данный момент, а для ракообразных — условия предшествующего их массовому развитию периода (Зенкевич, 1951). По мнению Б. П. Мантейфеля, в летний период главной пищей для копепод-фитопланктофагов в море служат не диатомей, а развивающиеся за счет отмирания водорослей бактерии и инфузории (наннопланктон), которые более ценны в пищевом отношении, чем диатомей (Мантейфель, 1941). Иногда отрицательную корреляцию между количеством зоопланктона и фитопланктона в некоторых конкретных случаях объясняют выеданием последнего.

По нашим наблюдениям, в Байкале какого-либо резкого несоответствия между ростом биомассы фитопланктофагов и наличием корма для них летом не существует. Хотя численность водорослей, и тем более диатомей, летом по сравнению с весной в открытых районах резко понижена, питание рачков *Epischura* и других планктофагов в этот период даже более разнообразно, чем весной, и в пищевом отношении, пови-

димому, действительно более ценно. Оно состоит в основном из следующих групп кормовых объектов: 1) из летних диатомей, причем не только типично планктонных, но и донных, поднимаемых волной со дна мелководий и всюду разносимых течениями; такие диатомеи, как *Gomphonema*, *Navicula*, *Cymbella* и т. д., наряду с типично планктонными — *Asterionella*, *Synedra* и т. д., обычны в желудках *Epischura* в летний период; 2) из остатков весенних форм диатомей, погружившихся в глубокие слои, где обычно предпочитают жить в разгар лета старшие копеподитные стадии, и особенно половозрелые рачки; 3) из бактерий, численность которых, как показали исследования С. И. Кузнецова (1952), А. Г. Родиной (1952) и О. М. Кожовой (1953—1954), от весны к лету в Байкале резко увеличивается, а концентрация становится достаточно высокой, чтобы рачки могли их отфильтровывать и ими питаться.

Возможно, что бактериальное питание старших копеподитных стадий *Epischura* летней генерации играет существенную роль в обеспечении потомства будущей зимне-весенней генерации рачков. Косвенно на это указывает тот факт, что наиболее многочисленной зимне-весенней генерация *Epischura* бывает в те годы, когда перед этим весной был обильный урожай *Melosira*. Мы уже указывали, что весной *Melosira* в зоне фотосинтеза в период максимума развития угнетающе действует на развитие *Epischura*. Однако за пределами зоны фотосинтеза она вновь привлекает этих рачков из старших копеподитных стадий, которые во второй половине лета обычно и обнаруживаются в зоне скоплений мелозир на больших глубинах. Таким образом, летом водоросли, в особенности диатомеи, не только сами непосредственно служат объектом питания для фитопланктофагов, но и являются тем источником, за счет которого летом развивается богатый наннопланктон, в том числе бактерии, являющиеся, возможно, важным объектом летнего питания для *Epischura* и других зоопланктонных организмов. В этом последнем отношении особо важную, хотя и косвенную роль играют опять-таки весенние формы диатомей, особенно *Melosira* и *Cyclotella*, так как именно весной, большей частью даже в подледный период и сразу после него, при температуре, не превышающей 4—6°, деятельностью этих диатомей создается основная доля органического вещества в годовом цикле жизни пелагиали Байкала, служащего базой для пищевой цепи, ведущей ко всем последующим ее звеньям, включая рыб-планктофагов.

Лишь на обширных мелководьях наблюдается нередко мощное летнее «цветение» за счет теплолюбивых диатомей и синезеленых водорослей при температурах выше 12—14°. Однако для чисто байкальских форм зоопланктона это «цветение» не имеет существенного кормового значения, так как при указанных выше температурах *Epischura* и другие байкальцы, а также омуль исчезают, появляясь вновь на мелководьях лишь к осени, по мере охлаждения воды. Если летом течениями вода мелководий увлекается в глубоководные районы или же продолжительное время стоит штилевая и теплая погода, теплые воды вместе с их обитателями распространяются в соседние глубоководные районы, и по краю зоны «цветения» образуется смешанный комплекс форм, обычно довольно богатый как в качественном, так и в количественном отношении (так называемый «краевой эффект»). Такие участки летом охотно посещаются косяками омуля, которые здесь нередко надолго задерживаются.

Жизнь рыб-планктофагов — омуля, бычков *Cottocomphorus* и молоди голомянок — тесно связана с жизненным циклом и с сезонными изменениями в количестве ракового планктона. Ранее всего последний развивается на обширных мелководьях, в полосе глубин не более 10—20 м, где вода быстро прогревается. Это служит основной причиной весенних привалов рыбы к берегам мелководий. Но площадь с глубинами до 20 м в Байкале очень невелика и не превышает, вероятно, 150—200 тыс. га, или $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{15}$ общей площади Байкала. Лишь к концу июля максимум

копеподного планктона передвигается в открытые районы, богатые зоопланктоном участки значительно расширяются, и в августе — сентябре пригодная для нагула рыбы площадь, относительно богатая кормом, может занимать по всему Байкалу до 1 млн. га, или $\frac{1}{3}$ его площади. Таким образом, если весной, вследствие слабого развития мелководий, запасы корма для омуля и бычков в Байкале находятся в сильном дефиците и выедание планктона бывает выражено довольно ясно в участках, где концентрируется рыба, то летом, и особенно во вторую его половину, далеко не вся пригодная для нагула акватория используется рыбами при современной их численности и видовом составе.

Приведенные здесь материалы указывают на то, что, хотя численность планктофагов, безусловно, находится в известной зависимости от наличия корма, зависимость эта весьма сложна. Подробнее вопросы об использовании кормов рыбами-планктофагами в оз. Байкал рассматриваются нами в другой статье.

В заключение коснемся вопроса о происхождении комплекса пелагических организмов, населяющих оз. Байкал. При знакомстве с этим комплексом бросается в глаза прежде всего исключительная бедность его видами. В самом деле, как было выше отмечено, из массовых форм водорослей к нему относятся три-четыре вида диатомей, один-два вида перидиней, из зоопланктона важное значение в глубоководных районах имеют лишь *Epischura baicalensis*, бокоплав *Macrohectopus*. Основными потребителями последних является всего лишь пять видов рыб, причем из них два вида голомянок и длиннокрылый бычок питаются планктоном главным образом лишь в молодом возрасте. Интересно, что у пелагических рыб Байкала — бычков и голомянок — сильно развит каннибализм: весьма существенную долю пищевого рациона этих рыб составляют их же собственные личинки и мальки. Эта молодежь активно ловит рачков, не фильтруя воду, и, повидимому, в состоянии лучше, чем взрослые рыбы, использовать раковый планктон в качестве пищи при слабых его концентрациях, что вообще свойственно глубоководной пелагиали Байкала.

Можно полагать, что причинами бедности видового состава пелагического комплекса в Байкале являются, с одной стороны, суровость и относительное однообразие гидрологического режима открытых вод этого озера, с другой — исторические условия становления этого комплекса. Можно предполагать, что в третичный период, когда режим вод Байкала был значительно мягче, толща вод Байкала была богаче жизнью, чем в настоящее время. В ледниковый период условия жизни в Байкале сильно ухудшились, мощные ледники спускались с окаймляющих озеро высоких хребтов до самой воды. В период максимального оледенения лед, вероятно, надолго сковывал воды Байкала, через толстый ледяной покров лучи света слабо проникали в водную толщу. Все это привело к вымиранию многих светолюбивых и теплолюбивых форм планктона. В этот период и выработался бедный видами, но устойчивый в условиях сурового режима комплекс форм, сохранившийся до настоящего времени. Вероятно, уже в конце ледникового периода проник из Ледовитого океана в Байкал по Енисею и Ангаре или по более древнему, теперь отрезанному, пути через Лену и Витим омуль, ставший здесь важнейшим планктофагом. Вслед за омулем проник в Байкал и тюлень — главный потребитель голомянок и пелагических бычков в настоящее время. В послеледниковое время в пелагиаль Байкала начали внедряться относительно теплолюбивые формы, пережившие ледниковый период в соответствующих убежищах. К ним следует отнести прежде всего байкальского циклопа (*Cyclops baicalensis*), а также некоторые виды коловраток. Из диатомей к ним же следует отнести и такую массовую в настоящее время форму, как *Melosira baicalensis*, которая даже в годы ее урожая в ультраглубоководных районах всегда развивается слабее, чем вблизи прибрежных мелководий. Возможно, что в ледниковый период эта диатомея далеко не была такой

массовой в пелагиали Байкала формой, как в настоящее время. На это указывают и результаты изучения колоннок глубоководного ила: в них створки *Melosira baicalensis* преобладают лишь в нескольких верхних сантиметрах слоя ила, в более же глубоких слоях преобладание постепенно переходит к *Cyclotella baicalensis*.

Для обогащения Байкала новыми видами планктофагов и более полного, чем в настоящее время, использования ракового планктона, запасы которого довольно значительны, необходимо активное вмешательство человека. Особенно важно это вмешательство для обогащения Байкала ценными промысловыми видами рыб-планктофагов, которые вместе с омулем полнее могли бы использовать кормовые ресурсы этого озера, остающиеся недоиспользованными вследствие крайней бедности видового состава современных планктофагов. Сама природа показывает нам путь для такого обогащения. Если бы по каким-либо причинам в Байкал не смог проникнуть из Ледовитого океана омуль, то ценных массовых промысловых рыб в Байкале вообще бы не было, так как промысловое значение и ценность планктофагов — аборигенов Байкала, бычков и голюмянок, очень невелика.

Выводы

1. В разные по метеорологическим условиям годы качественный состав планктона, его биомасса, распределение и общий уровень урожая бывают различными. Намечаются два основных типа развития планктона, связанные между собою переходами: а) тип *Melosira baicalensis* — *Cyclops baicalensis*, характеризующийся господством указанной выше диатомеи и широким распространением по всему Байкалу байкальского циклопа; такой тип развития приходится на годы, когда осень предыдущего года была относительно теплой и длительной; для циклопов, кроме того, важны быстрое прогревание и относительно высокие температуры воды в первую половину лета данного года; б) тип *Cyclotella baicalensis* — *Epischura baicalensis*, характеризующийся почти полным отсутствием *Melosira baicalensis* или резкой депрессией в ее развитии, господством диатомеи *Cyclotella baicalensis* и других водорослей, отсутствием в открытых и тем более в глубоководных районах циклопов и явным господством *Epischura*. Такой тип развития соответствует годам, когда осень предыдущего года была ранней и холодной, а прогревание вод летом данного года в открытых районах шло медленно и температура воды в верхних слоях не превышала 11—12° или была ниже этого предела.

За 10-летний период наблюдений первый из названных типов развития планктона был свойствен 1943, 1946, 1950, 1953 гг., второй — всем остальным годам.

Замечается, что от осеннего режима вод и от состояния, в каком планктон уходит в зиму (зимний фонд), зависит, при прочих равных условиях, урожай будущего года как в качественном, так и в количественном отношении.

2. В первый период весеннего развития планктона имеет место совпадение зон концентрации диатомовых водорослей и перидиней и главных потребителей фитопланктона — молоди *Epischura*, некоторых коловраток и т. д.; при этом наблюдается параллелизм в росте биомассы фито- и зоопланктона. В годы господства *Cyclotella* этот параллелизм сохраняется до конца весны. Но в годы обилия *Melosira* существует предел численности последней, по достижении которого *Epischura* и коловратки почти совсем исчезают из зоны фотосинтеза. Однако ниже зоны фотосинтеза снова восстанавливается положительная корреляция между численностью *Melosira* и *Epischura*, хотя количество последней в такие годы вообще невелико. В годы обилия *Melosira* биомасса ее в течение всей весны всегда во много раз больше биомассы зоопланктона, в годы ее отсутствия и

господства *Cyclotella*, наоборот, биомасса зоопланктона всегда больше биомассы водорослей.

3. Основная доля первичной продукции в толще вод открытого Байкала создается весной, при температуре воды не выше 4—6°. Продукция летнего фитопланктона в открытых и тем более в глубоководных районах Байкала во много раз уступает продукции весеннего периода. Но вместе с тем биомасса зоопланктона от весны к концу лета возрастает, так как условия для его роста и развития летом более благоприятны, чем весной. Несмотря на относительно незначительную насыщенность вод фитопланктоном, питание зоопланктона, и в том числе *Epischura*, летом становится более разнообразным не только за счет водорослей, но и за счет бактерий, развивающихся в результате отмирания весенних форм водорослей.

4. Весной, до половины июля, богатые кормом нагульные площади для планктоноядных рыб, приуроченные к слабо развитым в Байкале мелководьям, очень невелики, и в мае-июне они занимают не более $1/15$ — $1/20$ всей площади Байкала. Поэтому кормовые ресурсы для рыб находятся в это время в большом дефиците. Летом же, в конце июля и в августе — сентябре, богатые кормом площади могут занимать до 1 млн. га, или $1/3$ площади Байкала, что ведет к недоиспользованию их рыбами-планктофагами при современной их численности и видовом составе.

Литература

- Антипова Н. Л., Кожов М. М., 1953. О сезонных и годовых колебаниях в урожае массовых форм фитопланктона оз. Байкал, Тр. Иркутск. гос. ун-та, т. VII.
- Беклемишев К. В., 1953. О взаимоотношениях морского зоопланктона и фитопланктона (автореф.).
- Вилисова И. К., 1951. К вопросу о питании байкальского пелагического бокоплава *Macrohectopus branizkii* Dyb., ДАН СССР, т. XXIX, № 2.
- Вотинцев К. К., 1952. Энергия фотосинтеза и сезонные изменения биомассы *Melosira baicalensis* (Meyer) Wiscl., ДАН СССР, т. XXXIV, № 3.
- Гусева К. А., 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 11 (6).— 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. IV.
- Захваткин А. А., 1932. К познанию суточных миграций зоопланктона, Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. II.
- Зенкевич Л. А., 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 1, Изд-во «Сов. наука».
- Иванов Т. М., 1936. Байкальская нерпа, ее биология и промысел, Изв. Биол.-Географ. ин-та Иркутск. гос. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
- Кожов М. М., 1947. Животный мир оз. Байкал, Иркутск.— 1948. Сезонные изменения зоопланктона оз. Байкал, Изв. Биол.-Географ. ин-та Иркутск. гос. ун-та, т. X, вып. 2.
- Кожова О. М., 1953. Питание *Epischura baicalensis* Sars из оз. Байкал, ДАН СССР, т. XC, № 2.
- Кузнецов С. И., 1951. Сравнительная характеристика биомассы бактерий и фитопланктона в поверхностном слое воды Среднего Байкала, Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. XIII.
- Лепнева С. Г., 1950. Озера. Жизнь пресных вод СССР, т. III.
- Мазепова Г. Ф., 1952. Вертикальное распределение байкальского циклопа в оз. Байкал, Изв. Биол.-Географ. института Иркутск. ун-та, т. XII, вып. 2.
- Мантейфель Б. П., 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море, Тр. Полярного н.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанограф., вып. 7.
- Мейер К. И., 1930. Введение во флору водорослей оз. Байкал, Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. серия, т. 39, вып. 3—4.
- Родина А. Г., 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов, Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН, вып. 1.
- Скабичевский А. П., 1929. К биологии *Melosira baicalensis* (Meyer) Wisl., Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 4—5.
- Усачев П. И., 1948. Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. II.
- Яснитский В. Н., 1930. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926—1928 годы, Изв. Биол.-Географ. ин-та Иркутск. гос. ун-та, т. IV, вып. 3—4.