

М. М. КОЖОВ

СЕЗОННЫЕ И ГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

*(Биолого-географический научно-исследовательский институт
при Иркутском государственном университете имени А. А. Жданова)*

Начало систематического изучения планктона в оз. Байкал было положено К. И. Мейером, работавшим в составе Байкальской экспедиции Академии Наук в 1916 г. и собравшим обширный материал по фитопланктону Байкала. Значительный материал по планктону был собран в 1917 г. экспедицией Московского университета при участии Л. А. Зенкевича, Л. Л. Россолимо и И. И. Месяцева. Он был затем обработан К. И. Мейером, П. И. Усачевым и В. А. Яшновым.

В 1922 г. начал исследования планктона оз. Байкал В. Н. Яснитский. Он продолжал их в течение многих лет. Особенно плодотворными были его наблюдения на Байкальской биологической станции Иркутского университета в районе пос. Большие Коты, проводившиеся в течение 1926—1928 гг. Результаты исследований В. Н. Яснитского (1930, 1934) послужили основой наших знаний по биологии и сезонным явлениям в жизни байкальского планктона. В дальнейшем планктон Байкала изучали Н. С. Гаевская (1928), А. А. Захваткин (1932), А. П. Скабичевский (1935, 1950), Б. Гарбер; продолжал свои исследования также К. И. Мейер (1930), давший основу для районирования Байкала по качественному составу фитопланктона. Сборы планктона производились также автором настоящей статьи во время многочисленных поездок по Байкалу, начиная с 1931 г. (Кожов, 1934, 1936, 1947, 1948).

С 1939 г. по настоящее время, с некоторым перерывом в военные годы, планктон Байкала систематически изучает группа научных работников Байкальской биологической станции Иркутского университета под руководством автора. В этих работах принимают участие Н. Л. Антипова, Г. Ф. Мазепова, Г. Л. Васильева, Е. Л. Шульга, Е. А. Шульгина, Е. П. Митрофанова и другие. В 1939—1941 гг. в этих работах принимал участие также К. И. Мишарин. Наблюдения велись в районе пос. Большие Коты и в других районах Байкала, особенно в промысловых.

Сборы планктона производились нами, как правило, количественными планктонными сетями из мельничного газа № 50 и 52. С 1947 г. одновременно брались пробы воды батометром для обработки планктона осадочным методом. Сборы планктона в районе пос. Большие Коты производились круглый год по 2—3 раза в месяц в 1,5 км от берега, над глубиной 700—800 м, а также в литорали и промежуточных точках, по возможности по фракциям 10—0, 25—10, 50—25, 100—50, 150—100, 250—150, 500—250 м.

Несколько серий сборов было сделано в слое 0—1500 м. В зависимости от условий и задач работы, число фракций сокращали или, наоборот, увеличивали. В других районах Байкала наибольшее количество проб было взято в летнее время.

Весь собранный материал обработан обычным счетным методом. Сырой вес зоопланктона (биомассу) определяли как непосредственным взвешиванием проб, когда это было возможно, так и через определение веса важнейших компонентов планктона.

Биомассу водорослей определяли вычислением объемов их клеток и подсчетом последних. При густом фитопланктоне сырой вес можно было определить посредством прямого взвешивания осадка. Результаты таких определений служили контролем определения биомассы путем расчета объема.

В настоящее время в составе планктона Байкала (без его соров, губ и внутренних частей заливов) известно около 30 форм водорослей, до 20 видов коловраток, около 10 видов рачков из веслоногих, 5—6 видов ветвистоусых, один вид бокоплава, более десятка видов инфузорий, а также личинки и мальки 2 видов голомянок и 2—3 видов бычков.

Большинство встречающихся в планктоне Байкала форм играет очень незначительную роль в жизни толщи вод открытых районов Байкала. Наибольшее значение имеют здесь из водорослей: *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl., *M. Binderana* Kütz., *Cyclotella baicalensis* Skv., *Synedra acus* Kütz., а также перидиней из рода *Gymnodinium*.; из животных: рачки-копеподы — *Epischura baicalensis* Sars, *Cyclops baicalensis* Was; бокоплав — *Macrohectopus branizkii* Dyb.; коловратки — *Synchaeta pachypoda* Jaschn.; *Notholca longispina* Kellic., *Keratella cochlearis* Gosse, *K. quadrata* Müll., *Notholca acuminata* Ehrb., *Filinia terminalis* Plate; инфузории — *Tintinnidium*, *Vorticella* и др. Эти формы, особенно водоросли *Cyclotella* и *Melosira*, рачки *Epischura* и *Cyclops baicalensis*, определяют общий годовой урожай планктона, составляя его важнейшую часть. От развития их зависят кормовые условия всех планктоядных рыб Байкала, особенно омуля, голомянки и желтокрылых бычков, в течение всего или значительной части года, а следовательно, прямо или косвенно урожай этих рыб и их нагульные миграции.

В настоящей статье даются лишь важнейшие сведения о сезонных и годовых изменениях в составе руководящих форм байкальского планктона, преимущественно на основе материалов, полученных нами за последнее десятилетие, а также некоторые данные о наиболее общих явлениях, характерных для жизни толщи вод открытых районов Байкала. Результаты исследований жизненного цикла важнейших форм планктона, их вертикального и горизонтального распределения и значения в жизни планктоядных рыб, а также некоторые выводы о биологической продуктивности Байкала будут сообщены в последующих работах.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛАНКТОНА

В годовом цикле развития планктона в оз. Байкал необходимо различать следующие биологические сезоны.

1. Весна (март—июнь). Этот сезон может быть разделен на два периода: а) ранняя весна, или подледный период, приходящийся на время от начала марта (в некоторые годы даже с середины февраля) до освобождения Байкала от льда, что бывает в южной его части обыкновенно в первую пятидневку мая, в северной же — затягивается до июня; б) поздняя весна — от времени освобождения Байкала от льда до наступления ясно

выраженной прямой термической стратификации, что происходит в конце июня.

2. Л е т о, т. е. время с июля по первую декаду октября включительно. Лето характеризуется ясно выраженной прямой термической стратификацией воды. Лето также подразделяется на раннее и позднее. Раннее лето (июль—первая половина августа) характеризуется нарастанием

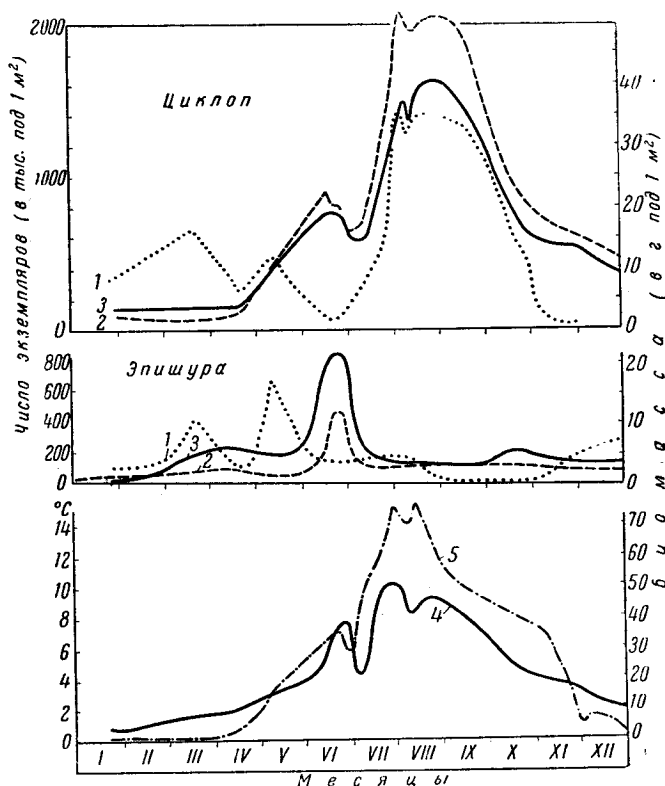


Рис. 1. Сезонные изменения температуры воды у поверхности, численности и биомассы зоопланктона в слое 0—250 м в Южном Байкале (1946 г.)

1 — науплиусы; 2 — копепоиды и взрослые рачки; 3 — биомасса (циклопов или эвпурий); 4 — биомасса всего зоопланктона; 5 — температура (в °C)

температуры воды, достигающей в конце июля—начале августа в верхних слоях максимума. Позднее лето (вторая половина августа, сентябрь—первая декада октября) характеризуется постепенным охлаждением верхних слоев воды и продолжающимся прогреванием более глубоких слоев.

3. О с е н ь (октябрь—ноябрь) характеризуется резким охлаждением верхних слоев воды и наступлением после периода осенней гомотермии обратной термической стратификации.

4. З и м а — от времени наступления обратной термической стратификации (последняя декада ноября) до образования на озере ледяного покрова, что происходит около 1 января (открытый период) и далее — до марта (подледный период).

Годовой цикл развития планктона в Байкале по намеченным выше сезонам представляется нам в настоящее время в следующем виде (рис. 1—6).

Весна в открытых водах Байкала начинается в первой декаде марта или даже в феврале и характеризуется размножением весенних форм фитопланктона, диатомей — *Melosira*, *Cyclotella*, *Synedra*, а также перидиней и зеленых жгутиконосцев. В зоопланктоне весной наиболее важное значение обычно имеют рачок *Epischura baicalensis*, байкальские

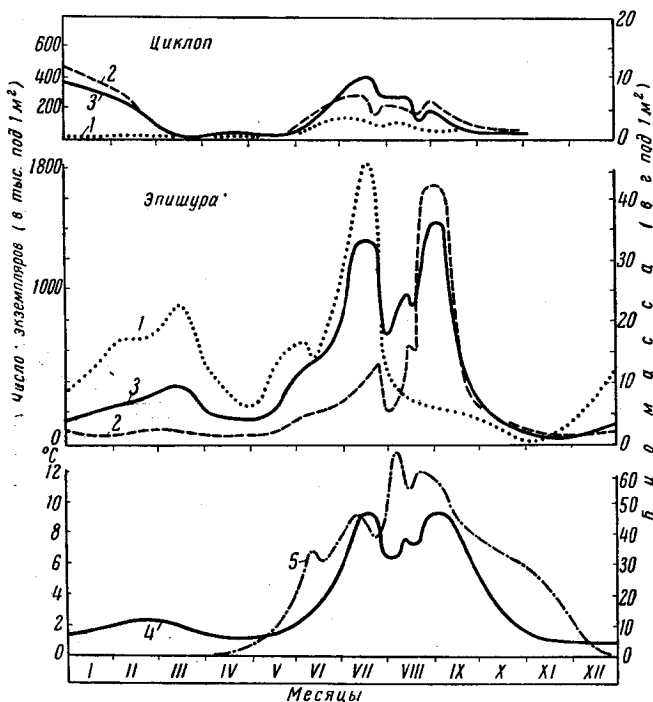


Рис. 2. Сезонные изменения температуры воды у поверхности, численности и биомассы зоопланктона в слое 0—250 м в Южном Байкале (1947 г.).

1 — науплиусы; 2 — копепоиды и взрослые рачки; 3 — биомасса (циклопов или эпишур); 4 — биомасса всего зоопланктона; 5 — температура (в °C)

формы коловраток — *Notholca longispina*, *N. acuminata*, *Synchaeta pachypoda*, *Keratella coëhlearis*, инфузории — *Tintinnidium* и др.

Развитие фитопланктона начинается сперва в самых верхних слоях воды, под льдом, затем постепенно распространяется все дальше вглубь. Максимальное количество клеток весенних форм фитопланктона в зоне фотосинтеза наблюдается в некоторые годы в апреле, в другие — в мае и даже позднее. В урожайные годы, например в 1950 г., в период максимума количество клеток водорослей, среди которых в 1950 г. исключительное господство принадлежало диатомее — *Melosira baicalensis*, доходило под 1 м² в слое 0—50 м в среднем до 20 млрд., что составляет по весу до 200 г (до 400 млн. клеток, или до 4 г/м³). В марте—апреле бурно развиваются перидиней — *Gymnodinium* sp. sp., образующие в верхнем слое воды ясно видимые бурые разводья.

Весенний максимум в развитии фитопланктона в открытых районах Байкала обычно самый высокий в году.

Размножение наиболее массовой формы байкальского зоопланктона рачка *Erichsur* — идет в течение всей зимы, а в некоторые годы начинается еще осенью, но весной интенсивность размножения увеличивается, и в период с конца февраля по первую половину апреля число науплиусов достигает максимума. В урожайные для эпишуры годы (например, в 1949 и 1951 гг.) число рачков всех стадий под 1 м² в слое 0—250 м достигает в период весеннего максимума 1,5—3 млн. экз. и более, весом до 20—

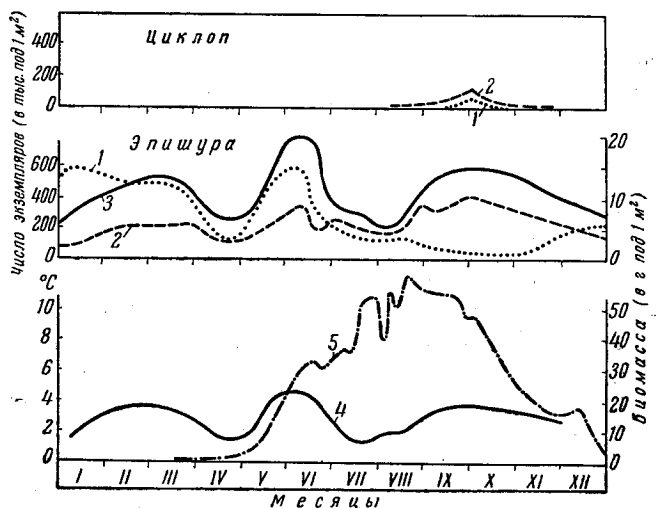


Рис. 3. Сезонные изменения температуры воды у поверхности, численности и биомассы зоопланктона в слое 0—250 м в Южном Байкале (1948 г.)

1 — науплиусы; 2 — копепоиды и взрослые рачки; 3 — биомасса (циклопов или эпишур); 4 — биомасса всего зоопланктона; 5 — температура (в °C)

30 г. В верхних слоях 0—10, 0—25 м концентрация рачков всех стадий доходит в 1 м³ в среднем до 50—60 тыс. экз., весом до 0,5—0,8 г¹.

К маю, т. е. ко времени вскрытия Байкала от льда, ранневесенний период размножения у эпишуры в основной массе заканчивается, хотя полностью размножение не прекращается. Молодь весенней генерации растет и достигает через некоторое время половозрелости.

Весной все возрастные группы эпишуры интенсивно питаются водорослями, преимущественно мелозирой, циклотеллой, перидиниями, зелеными жгутиковыми, а также, возможно, детритом, мелкими формами зоопланктона и бактериями.

Вторая массовая форма из копепоид — *Cyclops baicalensis* в открытых районах Байкала появляется в большом числе далеко не каждый год.

¹ Количество рачков и их вес даются в этой статье на основе материала, добытого сетями из газа № 50. Применяемые нами планктонные сети по сравнению с батометром ловят в среднем: взрослых рачков — в отношении 4:5, копепоидов всех стадий — в среднем 2:3, науплиусов эпишуры — в среднем 1:2, науплиусов циклопов — 1:3. Чтобы привести сетной вес рачков всех стадий к осадочному весу, нужно увеличить полученные нами величины биомассы при преобладании эпишуры приблизительно на 1/4, а при преобладании циклопов — на 1/3.

В весенний период он бывает представлен относительно скудно даже в урожайные для него годы, а в неурожайные встречается лишь единично. Однако в некоторые годы циклопы обнаруживаются (преимущественно вдоль берегов) в значительном количестве в течение всей зимы и весны.

Характерный представитель планктона из гаммарид *Macrohectorus* обитает зимой в глубоких и даже в придонных слоях воды. Весной он рассеивается в толще вод, его вертикальные миграции усиливаются. Несмотря на растянутость процесса размножения у этого бокоплава, весной

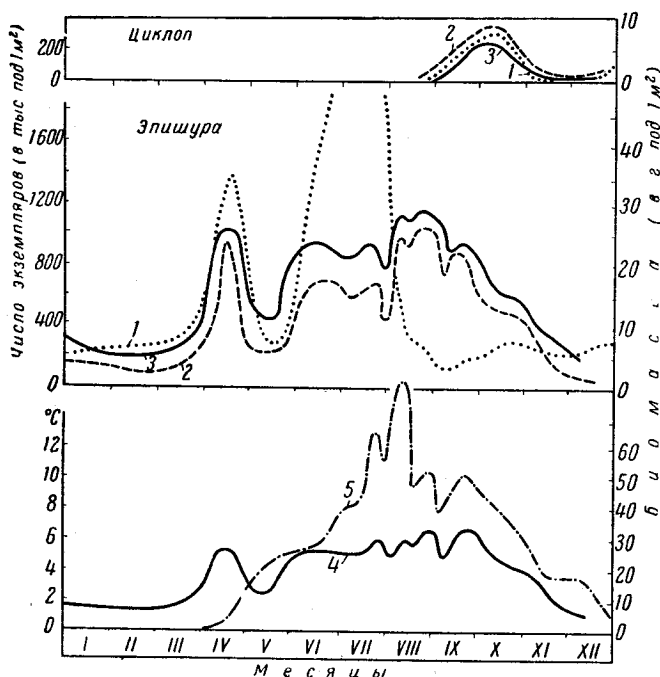


Рис. 4. Сезонные изменения температуры воды у поверхности, численности и биомассы зоопланктона в слое 0—250 м в Южном Байкале (1949 г.)

1 — науплиусы; 2 — копепоиды и взрослые рачки; 3 — биомасса (циклопов или эпिशюры); 4 — биомасса всего зоопланктона; 5 — температура (в °C)

наблюдается значительное увеличение числа его молоди. Питается эта молодь, так же как и эпिशюра, преимущественно водорослями, но рачки старших возрастов ловят эпिशюру и других представителей зоопланктона.

Весной к берегам густыми косяками приваливают из глубин планктонные бычки-желтокрылки — *Cottocomphorus* — для икрометания на прибрежных отмелях; здесь же появляются стаи и других бычков. В промысловых районах в апреле—мае происходит скат из нерестовых рек в Байкал мальцов омуля, питающихся исключительно планктоном. Молодь и половозрелый омуль в конце марта — начале апреля начинают передвигку с мест зимовок к мелководьям; при этом молодь омуля перед расхождением льда нередко подходит в промысловых районах очень близко к берегам. Ранней весной происходит также размножение голомянок и массовое появление в толще вод их молоди.

Таким образом, весенний период в Байкале — это период размножения и массового появления молоди основных обитателей толщи его вод. Основная масса зоопланктона ранней весной концентрируется круглые сутки в верхнем слое — 0—50 м, совершая суточные вертикальные миграции.

Позднелесенный период (май—июнь) характеризуется ослаблением, а затем и прекращением вегетации весенних форм фитопланктона. В конце

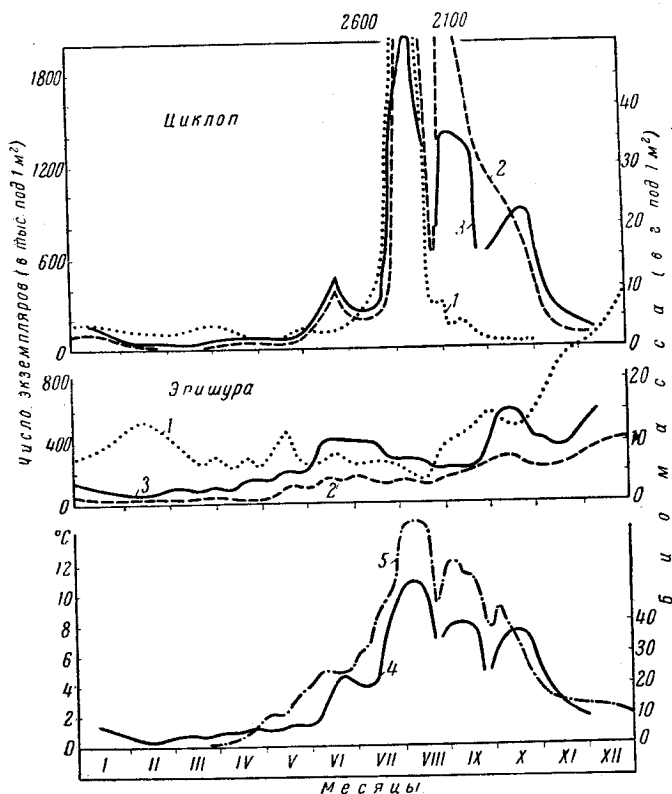


Рис. 5. Сезонные изменения температуры воды у поверхности, численности и биомассы зоопланктона в слое 0—250 м в Южном Байкале (1950 г.)

1 — науплиусы; 2 — копепоиды и взрослые рачки; 3 — биомасса (циклопов или эпишур); 4 — биомасса всего зоопланктона; 5 — температура (в °C)

этого периода весенние водоросли в основной своей массе выходят из зоны фотосинтеза и погружаются в глубокие слои.

Интенсивность размножения у руководящих форм зоопланктона в позднелесенный период ослабевает, но так как количество рачков старших возрастов увеличивается, то общая биомасса их повышается.

Наиболее характерной особенностью переходного к лету периода является рассеивание планктона в толще вод, т. е. более или менее равномерное его распространение до глубины в 100—200 м и глубже, но все же с некоторым преобладанием численности мелких рачков и коловраток в слое 0—50 м в течение круглых суток.

Лето, т. е. время с июля по сентябрь или по первую декаду октября. Температура воды в первый период лета (июль—первая половина

августа) поднимается. В верхних слоях даже в открытых районах Байкала в августе она достигает годового максимума 13° и более, а на глубине 20 м доходит до $9-10^{\circ}$. На мелководьях максимальная температура может быть значительно выше. Во второй период лета (август—сентябрь) поверхностные слои воды уже медленно охлаждаются, тогда как в более глубоких слоях температура продолжает повышаться.

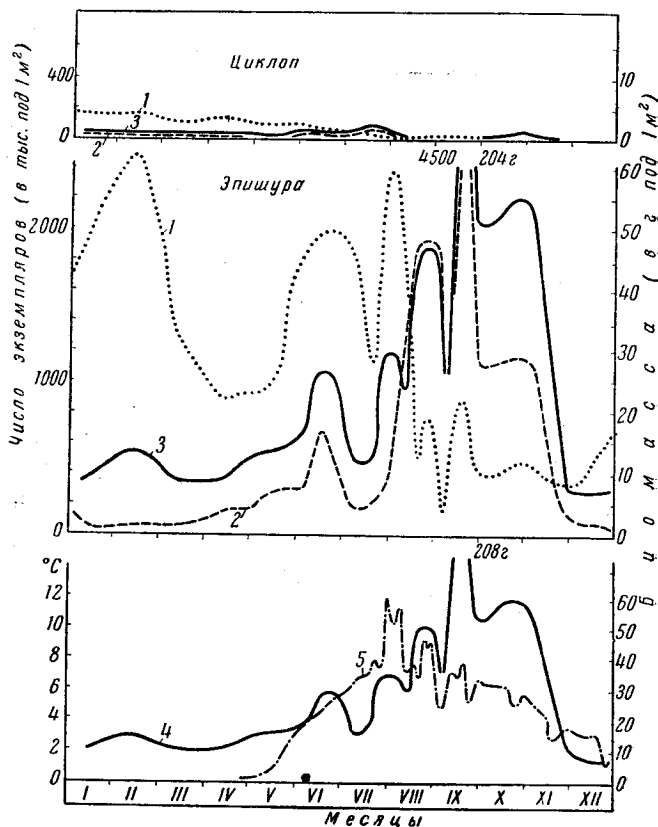


Рис. 6. Сезонные изменения температуры воды у поверхности, численности и биомассы зоопланктона в слое 0—250 м в Южном Байкале (1951 г.)

1 — науплиусы; 2 — копепоиды и взрослые рачки; 3 — биомасса (циклопов или эвфизур); 4 — биомасса всего зоопланктона; 5 — температура (в $^{\circ}\text{C}$)

В начале лета продолжается массовое отмирание и погружение вглубь весенних форм фитопланктона. Вместо них появляются в зоне фотосинтеза более теплолюбивые формы водорослей. Таковы в открытых районах *Cyclotella baicalensis minuta*, *Asterionella*, *Dinobryon* и др. Позднее, по мере прогревания воды, появляются синезеленые — *Anabaena*, *Gloeotrichia* и другие водоросли. Планктон качественно становится более разнообразным, но в разные годы в нем преобладают разные формы. В открытых районах Байкала летний максимум развития водорослей бывает, как правило, ниже весеннего, но на мелководьях летом нередко наблюдается настоящее «цветение воды» с понижением ее прозрачности до 2—3 м.

Исследования С. И. Кузнецова (1951), произведенные им с 8 по 20 августа 1948 г. в средней части Байкала, показали, что в это время в самом

поверхностном слое воды Байкала развивается значительное количество бактерий — от 50 до 200 тыс. экз./см³, весом до 0,1—0,5 г на 1 м³, что составляет 10—20% биомассы фитопланктона в тех же пробах. Такие количества бактерий, очевидно, уже могут иметь известное значение в питании байкальского зоопланктона.

В развитии зоопланктона в летний период характерны следующие явления. В конце июня и начале июля происходит, как правило, новая и более мощная, чем весной, вспышка размножения у рачка эпишуры, затухающая к концу июля — началу августа, а иногда затягивающаяся до осени. Позднее увеличивается число копепоидитных стадий этого рачка. В годы, особо благоприятные для развития эпишуры, биомасса его в открытых районах под 1 м² доходит к концу лета в среднем до 25—40 г в слое 0—250 м и до 20—30 г в слое 0—50 м. В сентябре 1951 г. сырой вес эпишуры достиг необычайно высокой величины — 115 г под 1 м² в слое 0—50 м (2,3 г в 1 м³) и 200 г в слое 0—250 м (район Б. Котов).

В Малом море и в некоторых других районах с относительно развитыми мелководьями концентрация планктона может быть значительно большей.

В годы, благоприятные для развития циклопов (например, 1946, 1950), летом не только вдоль берегов, но и в открытых водах Байкала в массовом количестве появляется *Cyclops baicalensis*. Максимум численности его науплиусов наблюдается в июле—августе, а максимальная биомасса отмечена в августе—сентябре. В верхнем слое воды (0—50 м) биомасса только одних циклопов в такие годы доходит до 50 г и более под 1 м². Концентрация циклопов в верхних слоях (0—25 м) доходит до 1,0—1,5 г/м³, а ночью — намного больше.

В летний период, в годы, когда циклопы обильны, наряду с ними появляются значительные количества босмин, дафний, сувоек, коловраток и т. д. Высокая биомасса зоопланктона сохраняется в такие годы обычно до октября включительно.

Летнее время является основным периодом нагула планктонных рыб: омуля, бычков-желтокрылок, молоди голомянок и других рыб. В середине июля омуль в основном уходит из района промысловых мелководий с их сильно прогретой водой и широко распространяется по Байкалу, придерживаясь районов, наиболее богатых зоопланктоном. В конце июля — начале августа появляются вдоль берегов открытого Байкала в массовом количестве личинки и мальки бычка-желтокрылки, которые также привлекают к берегам омуля.

Осенний период (октябрь—ноябрь) характеризуется резким и прогрессирующим охлаждением верхних слоев воды и наступлением в середине или в последней декаде ноября гомотермии при температуре воды 3°,6—3°,7. Перед наступлением гомотермии резко усиливается вертикальная циркуляция вод вследствие конвекционных токов и господствующих в это время жестоких штормов.

В осенний период происходит снижение численности и биомассы зоопланктона, особенно в верхних слоях воды, и рассеивание его по всей толще вод. В некоторые годы осенью обнаруживается в зоне фотосинтеза значительное увеличение количества диатомей (*Melosira*, *Cyclotella baicalensis* f. *minuta* и др.). В глубоких слоях воды (100—200 м и глубже) в некоторые годы осенью обнаруживаются значительные количества руководящих байкальских форм планктона: диатомей (большой частью отмирающие), рачок эпишура, иногда циклопы, придерживающиеся, однако, более верхних горизонтов. В другие годы зимой сохраняется очень малое количество планктона.

Осенью пелагические рыбы оставляют верхние слои воды и районы мелководий и опускаются в глубокие слои на зимовку.

З и м а (декабрь, январь, февраль) в температурном отношении характеризуется обратной термической стратификацией. Зоопланктон становится и качественно, и количественно бедным (годовой минимум) и опускается в глубинные слои, но после замерзания Байкала он снова «подтягивается» к поверхности.

Таков сезонный ход развития планктона в открытых районах Байкала.

В заливах, губах и на более или менее защищенных обширных мелководьях он несколько отличен, но разница сводится главным образом к изменению сроков начала и конца указанных выше сезонов. Наступление максимума в развитии планктона происходит раньше, но и депрессия наступает тоже в более ранние сроки. Кроме того, планктон качественно разнообразнее и концентрация его больше, чем в открытых районах, что и привлекает омуля весной прежде всего на мелководья. Но и открытый Байкал в отношении разнообразия и количественного обилия планктона не однороден. Вдали от берегов и обширных мелководий в начале лета планктон значительно однообразнее и количественно беднее, чем вблизи берегов, особенно в районах обширных мелководий. Однако к концу лета количество планктона в прибрежных и открытых районах более или менее выравнивается.

Табл. 1 в схематической форме показывает важнейшие сезонные явления в жизни Байкала.

В летнее время плавный ход изменений температуры воды и развития планктона нарушают сгонные и нагонные ветры. Особенно сильное влияние на биологические явления и температуру воды оказывают ветры северо-западного сектора, дующие нередко с громадной силой поперек Байкала. Они оттесняют теплые верхние слои воды от западных берегов и гонят их на середину, прижимая к восточным берегам. Взамен этих теплых вод вдоль западных берегов выходят холодные глубинные воды. Это резко нарушает вдоль подветренных берегов ход развития планктона, который оказывается резко обедненным. Если вести наблюдения за планктоном (как и за температурой) в одной и той же точке, то в летнее время, особенно в августе и сентябре, можно наблюдать резкие понижения температуры и такое же резкое уменьшение количества планктона в верхних слоях воды после каждого сильного шторма, и лишь через несколько дней развитие планктона восстанавливается, но к осени идет уже обычно на более низком уровне. Это явление скачкообразного уменьшения количества планктона одновременно с резкими понижениями температуры ясно отражено на наших графиках. Резкие обрывы кривой развития планктона в августе и сентябре соответствуют резким понижениям температуры воды вдоль западных берегов Байкала, что, в свою очередь, было вызвано сильными штормовыми северо-западными ветрами.

Нам неизвестны сколько-нибудь полные и многолетние количественные данные по сезонным изменениям планктона крупных пресных озер, с которыми можно было бы сравнивать Байкал.

Сравнивая биологические сезоны в Байкале с сезонами хорошо изученных морских бассейнов СССР, мы можем убедиться в том, что Байкал в этом отношении очень сходен с юго-западной частью Баренцова моря (Богоров, 1941; Мантейфель, 1941; Усачев, 1947; Зенкевич, 1947, 1951 и др.). Отличия заключаются главным образом в том, что в Баренцовом море вегетационный период начинается позднее (в апреле) и заканчивается позднее (к декабрю).

Как известно, сезонные изменения в составе и количестве планктона зависят от сложного взаимодействия многих факторов, из которых основное значение придается обычно свету и температуре, а для фитопланктона, кроме того, — растворенным в воде соединениям азота, фосфора, железа и др.

Рассмотрим значение этих факторов для развития планктона в условиях Байкала, при этом начнем с биогенных соединений.

Сезонный ход изменений содержания в водах Байкала биогенных соединений в районе пос. Большие Коты исследовал в 1948—1950 гг. К. К. Вотинцев (1952, 1954).

На рис. 7, составленном по материалам К. К. Вотинцева, показаны сезонные изменения количества кремния, нитратов, фосфатов и железа в Байкале за 1948—1950 гг. Для слоя 0—50 м числа представляют средние величины из определений на глубинах 0,5; 10; 20 и 50 м. Отдельно приведены величины для глубины 250 м, т. е. на границе слоя постоянной в течение всего года температуры. Рассматривая материалы К. К. Вотинцева, можно отметить следующие особенности сезонных колебаний содержания биогенных элементов в оз. Байкал.

Максимумы и минимумы в содержании биогенных элементов в зоне фотосинтеза в более или менее ясной форме повторяются 2 раза в год, а именно: первый максимум, осенне-зимний, приходится на подледный период (декабрь—март); первый минимум наблюдается весной, в апреле—мае; второй максимум — летом (в июне—июле) и второй минимум — в конце лета (в августе—сентябре). Не всегда эти максимумы и минимумы правильно чередуются, но тенденция к указанной периодичности всегда ясно выражена.

Осенне-зимний максимум в содержании биогенных элементов, безусловно, связан с поступлением их в зону фотосинтеза из глубинных слоев в результате сильных конвекционных токов, имеющих место во время резкого осеннего охлаждения поверхностных вод, а также в результате мощных вертикальных перемещений воды, вызываемых сильными осенними штормами. Падение количества биогенных соединений в зоне фотосинтеза весной (весенний минимум) совпадает с максимальным развитием в это время фитопланктона.

Новое обогащение зоны фотосинтеза биогенными элементами, как правило, наблюдается в мае и июне. Две причины могут вызвать это. Во-первых, разложение и минерализация отмирающих водорослей после весеннего максимума их развития; по мнению К. К. Вотинцева, разложение идет особенно энергично в верхнем 60-метровом слое воды. Во-вторых, конвекционные токи, резко усиливающиеся после освобождения Байкала от льда, в период нагревания поверхностных слоев воды от 0 до 4°. Эти токи, перемешивая водную массу, обуславливают более равномерное распределение в толще вод биогенных соединений, выход их с глубинными водами на поверхность и, следовательно, обогащение ими зоны фотосинтеза. Благодаря этому вегетирующие водоросли могут использовать весной (в мае—июне) в зоне фотосинтеза не только остатки зимних запасов питательных солей, но и новые порции их, которые поступают из огромного резерва, находящегося в более чем тысячеметровой глубинной толще вод Байкала.

Летом, после установления прямой термической стратификации, обмен глубинных вод с поверхностными затрудняется, поступление питательных солей из глубин в зону фотосинтеза приостанавливается или, во всяком случае, замедляется; в то же время летние формы фитопланктона, вегетируя, продолжают усиленно усваивать эти соли. Поэтому зона фотосин-

Биологические сезоны

Показатель	Весна	
	ранневесенний (подледный) период	поздневесенний период
	март—апрель	май—июнь
Температура воды (в °С)		
средняя { 0 м	0,7	2,5
{ 20 м	0,8	2,3
максимальная { 0 м	1,5	4,0
{ 20 м	1,0	3,6
Циркуляция воды	Застойный период	Интенсивная вертикальная термическая и ветровая циркуляция
Соединения биогенных элементов	Уменьшение; к концу периода годовой минимум	Увеличение; к концу периода — весенне-летний максимум
Фитопланктон	Массовая вегетация диатомей и перидиней; годовой максимум биомассы	Начало отмирания весенних форм и их погружения. Биомасса высокая; к концу периода — уменьшение
Зоопланктон	Массовое размножение эпишуры. Размножение макрогектопуса	Прекращение размножения эпишуры, период ее роста. К концу периода — начало новой вспышки размножения. Биомасса увеличивается
Вертикальное распределение планктона	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0—50 м)	Рассеивание в толще вод до глубины 200—300 м, с преобладанием в верхних слоях
Планктоядные рыбы	Размножение голомянки. В конце периода начало ската из рек личинок омуля. Передвижение косяков омуля и бычков-желтокрылок с мест зимовок к берегам	Привал на мелководья косяков омуля в промысловых районах. Подход бычков-желтокрылок к берегам для икрометания. Скаты мальков омуля из рек в Байкал

Таблица 1

оз. Байкал (схема)

Лето		Осень	Зима
раннее	позднее		
июль—1-я декада августа	август—сентябрь	октябрь—ноябрь	декабрь—февраль
10,0 7,0 15,0 10,0	12,5 9,0 15,0 10,0	6,3 5,8 9,0 8,0	2,0 2,2 3,6 3,6
Ветровая циркуляция. Горизонтальные течения.	Ветровая циркуляция. Сильные горизонтальные течения	Интенсивная вертикальная термическая циркуляция. Горизонтальные течения	Ослабление циркуляции. Под льдом застойный период
Уменьшение	Уменьшение; летний минимум	Увеличение	Увеличение; зимний максимум
Массовое отмирание весенних форм. Появление летних форм	Массовое появление летних форм; летний максимум биомассы	В некоторые годы осенняя вспышка размножения диатомей, но общая биомасса резко уменьшается	Бедный; годовой минимум биомассы
Массовое размножение эпишуры. Появление летних форм: циклопов, клadoпер, сувоек и т. п. Годовой максимум биомассы	Прекращение размножения эпишуры; массовое размножение циклопов (в некоторые годы). Биомасса высокая, но к концу периода — понижение	Прекращение размножения рачков. Понижение биомассы	Бедный; годовой минимум биомассы. Начало размножения эпишуры
Наибольшая концентрация в верхних слоях (0—50 м)	Наибольшая концентрация в верхних слоях (0—50 м)	Рассеивание в толще вод, опускание в глубокие слои	Большая часть в глубоких слоях. К концу периода — подъем
Переход омуля в открытые районы озера и широкие нагульные миграции в верхних слоях. Массовое появление на мелководьях личинок и мальков бычков-желтокрылок	Широкие нагульные (и нерестовые) миграции омуля в верхних слоях воды. Вдоль берегов — массовые скопления молоди бычков	Начало отхода на зимовку в глубокие слои	Зимовка на глубине 200—300 м и глубже; преимущественно в придонных слоях

теза опять становится бедной ими, наступает летний минимум в их содержании (август—сентябрь).

Осенью, перед наступлением осенней гомотермии, снова создаются условия для интенсивного перемешивания глубинных вод с поверхностными. Снова происходит выравнивание содержания биогенных элементов и, следовательно, обогащение ими верхних слоев. Понижение температуры и наличие питательных солей создают благоприятные условия для новой вспышки размножения диатомей, хотя значительно более слабой, чем весной.

Таким образом, сезонные колебания содержания биогенных элементов в зоне фотосинтеза в открытых районах Байкала зависят, в основном, от сезонных изменений количества фитопланктона и изменений условий перемешивания водной массы, особенно благоприятных в мае—июне и ноябре—декабре. В то же время резкое уменьшение или даже исчезновение биогенных элементов в зоне фотосинтеза в результате потребления их водорослями может ограничивать развитие последних. Однако, как можно видеть из рис. 7, в Байкале обычно не наблюдается полного исчезновения биогенных элементов в зоне фотосинтеза, за исключением таких годов, когда урожай водорослей исключительно обилен (например, весной 1950 г.). Поэтому в таком глубочайшем озере, как Байкал, с его мощным резервом биогенных соединений, растворенных в толще вод, последние, повидимому, не могут играть такой исключительной роли в сезонной смене фитопланктона, какая приписывается им в других водоемах с иным режимом вод. К этому вопросу мы еще вернемся при обсуждении явлений, связанных с годовыми колебаниями в развитии байкальского планктона.

Обратимся теперь к таким важным факторам, как свет и температура.

После зимнего покоя сохранившие жизнеспособность планктонные водоросли всплывают в подледные слои воды и начинают вегетировать обычно в марте, а иногда и еще раньше — в феврале. Толчком для начала такой весенней вегетации и необходимым условием ее является увеличение освещенности подледных слоев воды. На Байкале уже в марте или даже ранее под льдом становится светло вследствие сдувания ветрами со льда не очень обильного снежного покрова на обширных участках. Весной в Прибайкалье преобладает ясная солнечная погода, и освещенность подледных слоев воды уже в марте заметно увеличивается. Это влечет постепенное усиление вегетации весенних форм диатомей (*Melosira*, *Cyclotella*), перидиней и др. Замечено, что эти водоросли под льдом развиваются в Байкале ранее всего в таких участках, где на льду меньше снега или где он совсем отсутствует, или, наконец, вдоль щелей во льду.

Наряду с усилением освещенности, весной еще под льдом, в самом верхнем слое воды, наблюдается прогревание, хотя и очень слабое, всего лишь на доли градуса. Но так как развитие весенних форм фитопланктона происходит вообще лишь при низких температурах (от долей градуса до 4—5°), то, повидимому, даже самое малое увеличение температуры в подледном слое, при наличии достаточного света, является важным условием для начала развития этих форм. Когда вода после вскрытия Байкала нагревается до температуры выше 4—5°, что бывает в конце июня, наступает депрессия в развитии фитопланктона и весенние формы водорослей отмирают, обычно даже при наличии, как уже отмечено, еще значительных количеств биогенных соединений.

Таким образом, в начале весны важнейшим фактором, влияющим на развитие весенних водорослей, является увеличение освещенности в зоне

фотосинтеза, а конец развития определяется главным образом подъемом температуры выше $4-5^{\circ}$. Уменьшение содержания биогенных соединений, повидимому, играет второстепенную роль, а световые условия, конечно, в этот период не могут быть фактором, ограничивающим развитие водорослей, так как освещенность в зоне фотосинтеза достигает в конце весны максимума.

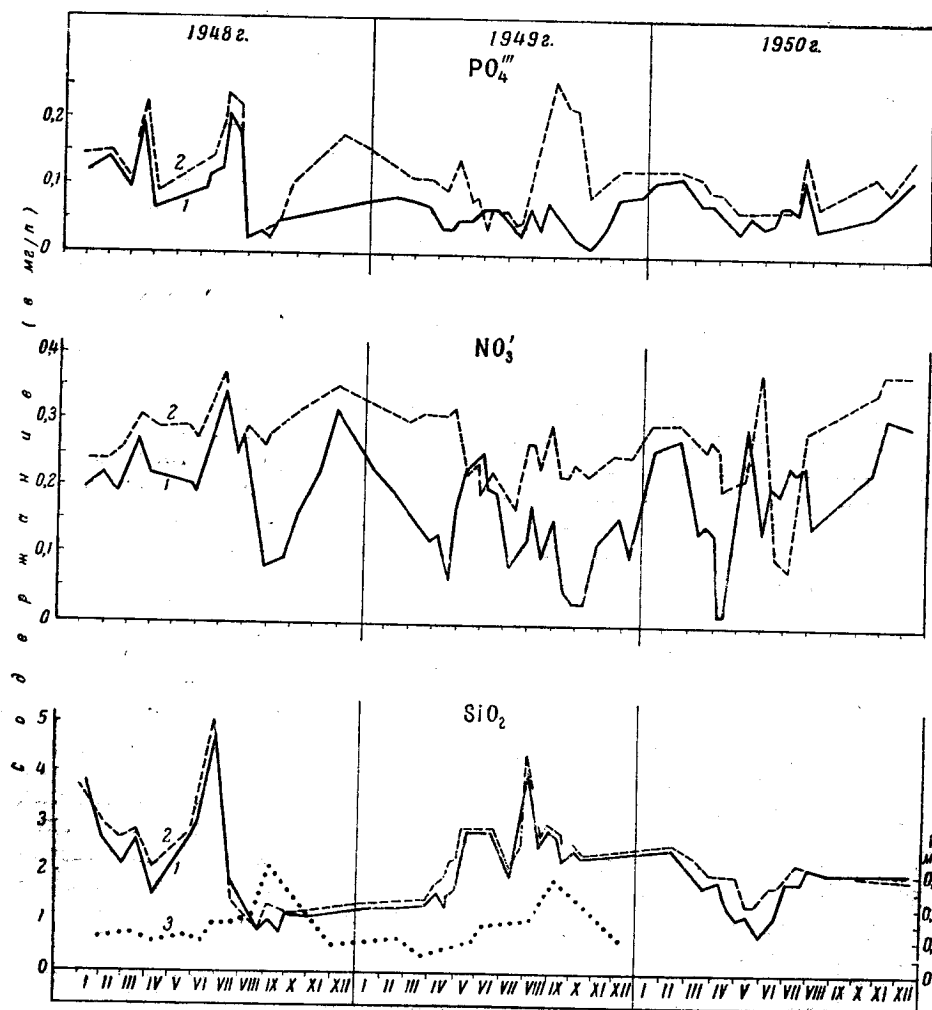


Рис. 7. Сезонные и годовые колебания содержания соединений биогенных элементов в оз. Байкал (составлено К. К. Вотинцевым)
1 — в слое 0—50 м; 2 — на глубине 250 м; 3 — содержание общего железа

Весенний максимум в развитии фитопланктона является в Байкале обычно самым высоким в году. За 1946—1951 гг. в летнеосенний период в водах открытого Байкала наблюдалась несколько большая, чем весной, биомасса фитопланктона лишь в 1947 и 1948 гг., а также в 1951 г.; при этом не учитывались весенние формы перидиней, тогда как во все остальные годы биомасса весеннего фитопланктона во много раз превышала биомассу его летом и осенью. Хотя интенсивность размножения теплолюбивых летних водорослей выше, чем весенних, все-

же нужно полагать, что в общем балансе жизни открытого Байкала весенний фитопланктон определяет собою урожай всего года, что особенно резко выражено в годы обильного урожая диатомей мелозир.

Весенние формы по мере прогревания воды летом сменяются постепенно теплолюбивыми летними формами водорослей: некоторыми диатомеями и зелеными, а в разгар лета появляются синезеленые, как, например, *Анабаена*, *Gloeotrichia* и др. Однако в открытых районах Байкала летний фитопланктон количественно развивается слабо и всегда намного уступает весеннему фитопланктону, а в некоторых открытых районах в отдельные годы совсем не развивается. Лишь в теплые годы летние формы, бурно развиваясь на мелководьях, выходят за их пределы и захватывают обширные районы открытого Байкала.

Итак, можно сделать вывод, что наиболее благоприятными условиями для вегетации в районах открытого Байкала являются весенние условия, а именно: 1) температура воды от $0^{\circ},2-0^{\circ},3$ до $4-5^{\circ}$; 2) достаточная освещенность в зоне фотосинтеза даже в подледный период благодаря большой силе весенней инсоляции при почти постоянно безоблачном небе; 3) значительное количество соединений биогенных элементов, накапливающихся в зоне фотосинтеза в продолжение длинной и бурной осени вследствие поступления их из огромного резерва, имеющегося в мощной толще вод Байкала. Благодаря благоприятному сочетанию этих условий весенний период (март—июнь) является, как правило, периодом наиболее интенсивного в течение года накопления в водах открытого Байкала первичного органического вещества, за счет которого разворачиваются все остальные звенья в годовом цикле жизни толщи его вод.

Господство в Байкале холодолюбивых форм водорослей, являющихся основными продуцентами органического вещества, и особенности годового жизненного цикла этих водорослей оказывают мощное влияние на жизненный цикл основных потребителей фитопланктона и, особенно, на сезонные изменения в жизни рачка эпишуры.

Цикл размножения эпишуры теснейшим образом связан с появлением массовых форм фитопланктона. Максимум появления ее молоди приурочен, как мы видели, к периоду весеннего развития фитопланктона, т. е. марту—апрелю и затем к июню. По мере отмирания весенних водорослей прекращается размножение эпишуры, и подрастающие рачки опускаются вслед за погружающимися отмирающими водорослями в глубокие слои воды, нередко глубже 250—500 м. Это явление особенно ясно было заметно в 1950 г., когда в июле—августе максимальные количества рачков обнаруживались в слое 250—500 м и глубже, в зоне, насыщенной погружающейся мелозирой.

Очевидно, в связи с этой зависимостью эпишуры от холодолюбивых весенних форм водорослей выработалась холодолюбивость и его самого. На мелководных и в более или менее закрытых участках Байкала этот рачок развивается весной обычно в большом количестве, но после того как вода таких участков нагреется выше $12-13^{\circ}$, он отмирает и максимум его численности перемещается в более открытые районы. Вслед за перемещением этого максимума отходят от берегов и питающиеся зоопланктоном рыбы, особенно омуль.

Другой массовый вид рачков в Байкале — *Cyclops baicalensis* — более теплолюбив, и его жизненный цикл вырабатывался, очевидно, в условиях прибрежной зоны, в более теплых водах, чем воды открытого Байкала. В обычные, «средние» по температуре, годы этот рачок живет лишь в более или менее защищенных районах и вдоль берегов на обширных мелководьях. В открытых районах он в такие годы встречается лишь единично

или совсем отсутствует. В «теплые» же годы он выходит из этих убежищ, широко распространяется по всему Байкалу, вытесняя эпишуру. Более подробно об этом будет сказано ниже.

ГОДОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ В КАЧЕСТВЕННОМ И КОЛИЧЕСТВЕННОМ СОСТАВЕ ПЛАНКТОНА

В разные годы урожай планктона в Байкале и в качественном, и в количественном отношениях бывает резко различен.

Например, один из самых характерных компонентов байкальского фитопланктона — диатомея *Melosira baicalensis* за годы наших наблюдений в необычайном обилии была представлена лишь в 1950 г., когда число ее клеток в мае—июне в слое 0—50 м доходило в среднем до 400 млн./м³, а вес — до 4 г/м³ (осадочный метод). В 1946 г. так же обильно была представлена весной *M. Binderana* при сравнительно небольшом развитии *M. baicalensis* и других водорослей. В июне 1946 г. облов планктонной сетью слоя 0—250 м показал наличие в этом слое биомассы водорослей под 1 м² до 300 г сырого веса, или до 40 г сухого веса, при исключительном преобладании *M. Binderana*. В мае биомасса этой водоросли была, видимо, еще выше. В такие годы мелозира, погружаясь после отмирания, образует ясный осадок на грунте. Зато в 1947—1949 гг., а также в 1951—1952 гг. *M. baicalensis*, как и *M. Binderana*, была представлена в очень небольшом количестве.

Третий массовый вид из весенних диатомей — *Cyclotella baicalensis* бывает наиболее богато представлен как раз в годы, неурожайные по мелозире. Однако биомасса *C. baicalensis* не достигает такой величины, как биомасса мелозир. Поэтому годы массового развития мелозир обычно бывают годами наибольшей биомассы всего фитопланктона.

Наблюдается, что в годы, когда сильно развивается мелозира, в открытых районах и, тем более, на мелководьях большое развитие получают также и летние формы фитопланктона. Например, летом 1950 г., после высокого весеннего максимума развития *M. baicalensis* наблюдалось летом сильное развитие *Gloeotrichia* и других летних водорослей, особенно в районе Селенгинского мелководья, в Малом Море и вдоль восточного берега Среднего Байкала. В августе 1950 г. обширное поле «цветения» этими водорослями было обнаружено вдоль восточного берега Байкала, против губы Таланки и устья р. Турки. Оно занимало широкую полосу, простиравшуюся от берегов на расстояние от 4 до 12 км в глубь открытого Байкала, а вдоль берегов занимало десятки километров. Прозрачность воды в этом районе «цветения» была не более 2—4 м, и лишь при приближении к окраине поля «цветения» она повышалась до 6—8 м.

Такие же различия по годам наблюдаются в качественном составе и в количественном развитии зоопланктона (рис. 1—6). За время с 1943 по 1951 г. из массовых форм рачков, определяющих биомассу всего зоопланктона, явно господствовали в южной и средней частях Байкала:

в 1943 г. — циклопы	в 1947 г. — эпишура
» 1944 г. — эпишура	» 1948 г. — »
	» 1949 г. — »
» 1945 г. весной — эпишура	» 1950 г. — циклопы
» 1945 г. летом и осенью — циклопы	
» 1946 г. — циклопы	» 1951 г. — эпишура

Максимальная биомасса зоопланктона под 1 м² в 1946 и 1950 гг. в Южном Байкале доходила летом до 50—60 г и более в слое 0—250 м, в 1951 г. — до 100—220 г, а в 1948 г. она не превышала 20—25 г в том же

слое. Резкие колебания биомассы наблюдались также у видов коловраток и инфузорий, дающих массовое развитие.

Важно отметить, что урожай или неурожай планктона наблюдается, как правило, по всему Байкалу или, во всяком случае, в большей его части.

Так, в 1950 г. *M. baicalensis* господствовала в планктоне по всему Байкалу, и лишь в северной части ее урожай был менее обилен, чем в средней и южной частях. В этом же году всюду в Байкале, кроме северной его части, в планктоне господствовал *Cyclops baicalensis*, тогда как развитие эпишуры шло на низком уровне. Лишь в таких участках, как мелководные заливы, мелководья против устьев крупных рек и т. п., ритм урожайных и неурожайных лет может отличаться от этого ритма в открытом Байкале в отношении преобладания тех или иных форм планктона.

Причины резких годовых колебаний в составе и количестве фитопланктона в водоемах еще недостаточно выяснены. П. И. Усачев считает, что колебания биомассы фитопланктона зависят от многих факторов химического и биологического порядка, а также и от экологических условий, причем, кроме питательных солей, в развитии планктона играют роль общие физико-химические и биологические особенности среды (Усачев, 1948).

Рассмотрим некоторые важные факторы среды в разные по урожайности фитопланктона годы в оз. Байкал. Прежде всего рассмотрим материалы, относящиеся к роли соединений биогенных элементов в годовых колебаниях урожая водорослей, хотя, к сожалению, эти материалы еще далеко недостаточны для каких-либо определенных выводов.

Из рис. 7 мы видим, что урожайный по водорослям 1950 г. отличался от значительно менее урожайных 1948 и 1949 гг. в отношении биогенных соединений главным образом резко увеличенной амплитудой сезонных колебаний содержания нитратов в зоне фотосинтеза. Что же касается абсолютного количества биогенных элементов в этой зоне, накапливающихся здесь осенью и зимой, то больших различий в этом отношении по годам не замечается (табл. 2).

Таблица 2

Максимальные количества NO_2' и PO_4''' в водах Байкала в 1948—1951 гг. и урожай фитопланктона

(по К. К. Вотинцеву)

Год	Урожай фитопланктона	Время года	Количество (в мг/л)			
			NO_2'		PO_4'''	
			среднее в слое 0—50 м	на глубине 200 м	среднее в слое 0—50 м	на глубине 250 м
1948	Очень бедный	Зима (март)	0,27	0,31	0,18	0,22
		Лето . . .	0,35	0,37	0,22	0,24
1949	Относительно бедный	Зима . . .	0,22	0,35—0,32	0,09	0,12
		Лето . . .	0,20	0,30	0,07	0,10
1950	Очень обильный	Зима . . .	0,28	0,30	0,12	0,12
		Лето . . .	0,30	0,38	0,13	0,18
1951	Умеренный	Зима . . .	0,32	0,38	0,09—0,12	0,095—0,150

Однако в годы исключительно обильных урожаев фитопланктона питательные соли, особенно соединения азота и, возможно, кремния, действительно могут лимитировать рост и размножение водорослей. В такие годы размножение водорослей идет как бы скачками: после периода бурного размножения наступает депрессия на одну-две недели, после чего начинается новая вспышка, и т. д. Такое явление отчетливо наблюдалось весной 1950 г. Можно полагать, что указанные кратковременные депрессии в размножении диатомей объясняются действительно недостатком питательных солей (особенно азота, кремния и железа), почти полностью извлекаемых из воды в исключительно урожайные годы бурно размножающимися водорослями, а новая вспышка — появлением этих солей в зоне фотосинтеза вследствие перемешивания глубинных слоев воды с поверхностными. В годы низких урожаев фитопланктона такого явления скачкообразного его размножения не наблюдается, и угасание в развитии планктона весной в такие годы происходит при еще далеко не исчерпанном запасе биогенных соединений в зоне фотосинтеза.

П. И. Усачев, говоря о причинах колебаний урожая водорослей в Северном Каспии, указывает на большое значение Волги и Урала как мощных поставщиков биогенных элементов в Каспий, причем это значение особенно отчетливо проявляется в полноводные годы. В Байкале, с его необычайной глубиной, резких колебаний в содержании биогенных элементов, которые бы зависели от величины паводков впадающих в него рек, едва ли можно ожидать.

В относительно мелководных районах, где термическая и ветровая циркуляция захватывает и придонные слои воды (например, Малое Море, Чивыркуйский залив), можно ожидать годовых колебаний в содержании биогенных элементов в верхних слоях воды и, особенно, в зоне фотосинтеза вследствие различной интенсивности ветровой и термической циркуляции в те или иные годы. Такие колебания, вероятно, могут оказывать влияние на интенсивность развития фитопланктона в мелководных районах. Что же касается глубоководных районов, то нам неизвестно, до какой глубины может здесь сказываться влияние ветровой или термической циркуляции. По мнению Г. Ю. Верещагина (1936), сильные ветры, особенно северо-западного сектора (горные), могут вызывать циркуляцию, захватывающую глубины до 500—600 м. Однако какие-либо достоверные сведения о циркуляции вод в глубинных зонах Байкала отсутствуют. Получение таких сведений — одна из важнейших задач будущих исследований.

Таким образом, лишь в годы исключительно высоких урожаев водорослей уменьшение или исчезновение соединений биогенных элементов может ограничивать развитие этих водорослей, но и это ограничение, очевидно, имеет лишь временный характер. Благодаря продолжающемуся весной после вскрытия Байкала поступлению биогенных элементов из глубоких слоев мощное развитие водорослей продолжается, хотя и скачками, до тех пор, пока температура воды в зоне фотосинтеза не станет выше 4—5°. В слабо урожайные годы, как можно полагать, биогенные соединения практически не являются фактором, ограничивающим развитие водорослей.

Обратимся теперь к температуре. На рис. 1—6 и в табл. 3 приведены материалы по температуре воды в Байкале в районе пос. Большие Коты за 1946—1951 гг., а также за 1943 г.

За все это время, а также за период 1943—1945 гг., наибольший интерес представляют 1943, 1946 и 1950 гг., отличавшиеся наиболее обильным урожаем планктона и, особенно, зоопланктона. Сравнивая режим этих

Таблица 3

Сравнительные данные по температурному режиму Байкала в 1943, 1946, 1948 и 1950 гг.
(по наблюдениям в районе пос. Большие Коты)

Показатель	Урожайные по зоопланктону годы			Неуро- жайные годы
	1943	1946	1950	1948
Характер предыдущей осени (октябрь—ноябрь предыдущего года)	Теплая	Теплая	В начале теплая	Холодная
Температура у поверхности 25—30/IX предыдущего года (в °C) .	10	10—11	10—11	8—9
Максимальная летняя температура (в °C):				
в литорали у поверхности . . .	17—18,0	15,5	15,0	12,8
в пелагиали у поверхности . . .	—	—	15	11
в пелагиали на глубине 20 м .	—	—	13	10
Длительность периода с температу- рой 12° и выше:				
в литорали у поверхности . . .	40—50 дней	32 дня	20 дней	5 дней
в пелагиали у поверхности . . .	—	—	25 »	0 »
в пелагиали на глубине 20 м .	—	—	10 »	0 »

лет, мы видим, что он весьма сходен в следующих существенных признаках:

1. В эти годы предшествовавшая осень была относительно теплой и осеннее охлаждение верхних слоев воды проходило медленно. Если во второй половине декабря нет сильных (-40° и ниже), длительных морозов, которые иногда бывают и после теплой осени (например, в 1949 г.), то замерзание сильно затягивается и сплошной ледяной покров появляется лишь в январе. Возможно, что не без связи с этим уже осенью в более или менее открытых водах Байкала появляются или сохраняются в толще вод в значительном количестве формы зоопланктона, которые следующей весной достигают массового развития.

2. Прогревание вод в урожайные годы идет быстрее и захватывает более глубокие слои. Максимальная температура воды летом на поверхности относительно высока — до 15° и более.

3. Период с температурой 12° и выше даже вдали от берегов длится 20—30 дней и больше. Более длителен, чем в другие годы, и период с температурой 4° и выше. Неурожайный 1948 г., наоборот, отличался особой суровостью режима: холодной предыдущей осенью, низкой летней температурой, малой длительностью периода с температурой верхнего слоя воды 12° и выше или даже полным выпадением этого периода.

Совпадение урожайных по зоопланктону лет с относительно мягким температурным режимом в водной массе озера в эти годы, а неурожайных — с суровым режимом указывает на то, что температурный режим имеет громадное влияние на развитие планктона. Но в чем может выражаться это влияние по отношению к годовым колебаниям урожая весенних холодолюбивых форм фитопланктона, не ясно. Возможно, что здесь имеет известное значение теплая продолжительная осень, в течение которой благодаря медленному охлаждению вод в зоне фотосинтеза некоторые из массовых форм водорослей, например мелозира, могут накопи-

ваться и вегетировать с большей активностью, чем в короткую холодную осень; и это, может быть, составляет необходимую предпосылку мощной вспышки размножения этих диатомей будущей весной. Конечно, этот вопрос необходимо тщательно изучить. Возможно, что периодическое массовое появление таких водорослей в те или иные годы связано с особенностями их биологии, известным ритмом в их жизненном цикле, наличием особо благоприятных сочетаний еще мало известных нам требований этих водорослей к условиям среды.

Здесь перед нами еще большая проблема, требующая для своего решения систематического и глубокого изучения биологии массовых форм водорослей.

Прямая связь величины урожая летних форм водорослей и широкого их распространения с температурным режимом совершенно ясна. Теплое лето с относительно высокой температурой воды в зоне фотосинтеза — необходимое условие для развития в Байкале этих форм. Чем теплее лето, чем спокойнее погода, тем большие районы занимают в открытом Байкале теплолюбивые формы водорослей, в том числе синезеленые *Anabaena*, *Gloeotrichia* и др.

В условиях теплой и длительной осени сохраняются в толще вод на зиму в значительных количествах те формы зоопланктона, которые дают массовое развитие будущей весной и летом («зимний фонд»). В особенности это касается циклопов, которые в таких условиях держатся в заметном количестве в толще вод всю осень и зиму даже в открытых районах Байкала, и если затем следует теплое лето, они развиваются в громадном количестве.

Наиболее характерный представитель байкальского зоопланктона — рачок эпишура ведет себя иначе. Количество его в верхних слоях воды в годы, характеризующиеся сильным летним прогреванием воды (1943, 1946, 1950 гг.), бывает незначительным или очень малым. Еще В. Н. Яснитский (1930) установил, что в годы с исключительно теплым летом эпишура иногда заболевает грибком (сапролегнией), причем эпизоотия может охватить почти всю популяцию эпишуры, здоровые же особи сохраняются лишь в глубоких слоях воды. Другая причина малой численности эпишуры заключается в том, что в теплые годы бурно размножающиеся циклопы интенсивно истребляют молодь эпишуры, и эти рачки сохраняются лишь в глубоких слоях воды, куда они опускаются летом вслед за весенними формами водорослей, опускающимися в глубокие слои. Но, во всяком случае, общая биомасса зоопланктона в теплые годы всегда более высока, чем в холодные, главным образом благодаря развитию циклопов и, отчасти, кладоцер, коловраток, сувоек, в больших количествах появляющихся в открытых районах летом в такие годы.

В холодные же годы многие из этих организмов почти не появляются в открытых районах или обнаруживаются в ничтожных количествах.

Как известно, Байкал в термическом отношении весьма не однороден. Мелководные районы, особенно у устьев рек, нагреваются быстрее. Раньше нагреваются более или менее отчлененные от открытых районов участки Байкала — его заливы, как Чивыркуйский, Баргузинский, а также Малое Море. Соответственно этому и условия развития планктона здесь несколько иные, чем в открытых участках Байкала. Поэтому здесь несколько иные и комплексы планктонных форм, и время их появления и исчезновения. Изучая горизонтальное распределение планктона в Байкале, мы можем наметить в нем по крайней мере четыре главных комплекса форм, населяющих разные, хотя и не резко отграниченные один от другого, ареалы: 1) планктон открытых районов над большими глубинами (более

200—400 м); 2) планктон обширных заливов и более или менее открытых мелководий; 3) планктон придельтовых участков в районе впадения крупных рек; 4) озерно-соровый планктон. Каждый из этих комплексов планктона, в свою очередь, состоит из сменяющихся комплексов — весеннего, летнего, осеннего, и, кроме того, внутри каждого из них можно наметить более дробные подразделения.

Границы между указанными комплексами как в пространстве, так и во времени крайне неустойчивы и весьма подвижны вследствие изменчивости условий среды. Если условия среды (температурные, световые и др.) в своих годовых колебаниях в данном ареале выходят за пределы известных величин, то характерные для этих ареалов планктонные формы испытывают депрессию, выражающуюся в слабых темпах размножения, замедленном росте и т. д. В результате состав комплекса меняется, в него внедряются формы соседнего ареала, и если для них условия оказываются благоприятными, то они вытесняют аборигенов, занимая их места. При восстановлении прежних условий среды восстанавливается и прежний состав планктона в данном ареале. Таким образом, между различными комплексами планктона, занимающими не резко отграниченные один от другого ареалы обитания, всегда идет борьба за этот ареал, и сложная картина горизонтального распределения планктона в водоеме в каждый данный момент, сезон или год, его качественный состав и обилие являются отражением этих сложных взаимоотношений между различными соприкасающимися планктонными комплексами.

Типичное развитие байкальского пелагического планктона, к которому из водорослей должна быть прежде всего отнесена *Cyclotella baicalensis*, а из рачков — эпишура, наблюдается лишь в такие годы, когда нет чрезмерного охлаждения или перегрева вод, не выходят за пределы «нормы» световые и иные условия среды.

За последнее десятилетие в Байкале такие «средние» по режиму вод были, повидимому, 1941, 1944, 1945, 1947, 1949, 1951 гг. В число руководящих форм зоопланктона в эти годы в открытых районах Байкала входили в основном лишь эндемики Байкала (господствовали водоросль *Cyclotella baicalensis* и рачок эпишура). Биомасса зоопланктона в такие годы колеблется около некоторой средней величины и бывает образована преимущественно эпишурой, тогда как циклопы развиваются слабо, появляясь в значительных количествах лишь в заливах, на мелководьях вдоль берегов и т. п.

Резкие отклонения в сторону более низкой температуры ведут к общей депрессии в развитии планктона, что мы и видим на примере 1948 г., когда фитопланктон и зоопланктон далеко не достигли того развития, какое наблюдается в «средние» и, особенно, в «теплые» годы. В такие холодные годы байкальский пелагический комплекс в качественном отношении, в общем, не меняется, но количественно бывает представлен бедно.

Совершенно другая картина наблюдается в «теплые» годы, особенно если им предшествовала «теплая» осень. В такие годы в байкальский комплекс энергично внедряются массовые формы прибрежного (в широком смысле) комплекса, особенно обитатели обширных заливов и мелководий, которые, конечно, всюду имеются в Байкале, особенно в районе обширных заливов, губ и придельтовых участков. В открытом Байкале появляются циклопы, бурно развивающиеся в летний период кладоцеры, состав водорослей становится более разнообразным и количественно обильным. Удивительно, однако, что в такие же «теплые» годы особенно мощно развивается и такая весенняя водоросль, как диатомея *Melosira baicalensis*. Но возможно, что это случайное совпадение ее обиль-

ного урожая с «теплыми» годами, тогда как истинные причины резких колебаний урожая этой весенней диатомеи более сложны.

Обобщая приведенные материалы по вопросу о годовых колебаниях количества планктона в оз. Байкал, мы можем сделать некоторые заключения. Следует, повидимому, признать, что из всех известных в настоящее время для Байкала и доступных нашему анализу факторов наиболее могущественным регулятором годовых (как и сезонных) колебаний в развитии планктона, наряду со светом, является температурный режим, ход прогревания и охлаждения воды. Этот режим оказывает мощное влияние на развитие массовых байкальских форм планктона, качественный его состав, распределение и обилие. Температурный режим оказывает влияние также на состав, распределение и обилие потребителей планктона, таких, как омуль, бычки-желтокрылки, голомянки и т. д.

Установлено, что в годы обильного урожая зоопланктона увеличивается упитанность омулей, более быстро идет их линейный и весовой рост, увеличивается плодovitость. Систематические наблюдения за состоянием упитанности, длиной и весом омулей, заходящих в последние годы для икрометания в реки Южного Байкала — Селенгу и Большую, произведенные К. И. Мишариным и А. Коктынем, показали, что наибольшие упитанность и вес омулей за последние годы были в 1946 и в 1950 гг., наименьшие — в 1948 г., причем разница в весе омулей промысловых размеров одного и того же возраста достигала 100 г и более. Как раз 1946 и 1950 гг., как уже было сказано выше, и являются годами наибольшего обилия планктона и высокой его биомассы, державшейся с начала лета до глубокой осени, а 1948 г. был самый бедный по урожаю планктона за последние 6 лет.

ВЫВОДЫ

1. По развитию планктона в Байкале можно наметить следующие биологические сезоны: 1) весну, разделяющуюся на два периода: раннюю весну (март—апрель) и позднюю весну (май—июнь); 2) лето, также разделяющееся на раннее лето (июль—первая половина августа) и позднее лето (август—сентябрь, первая половина октября); 3) осень (октябрь—ноябрь); 4) зиму (декабрь—февраль). Характерные для указанных сезонов биологические и гидрологические явления показаны в табл. 1.

2. Фитопланктон начинает развиваться в марте (иногда в феврале) в самых верхних, подледных слоях воды. Затем водоросли распространяются и в более глубокие слои. Максимальное количество водорослей в зоне 0—50 м наблюдается в мае и первой половине июня. К особо массовым формам весеннего фитопланктона относятся диатомеи — *Melosira baicalensis*, *M. Binderana* и *Cyclotella baicalensis* с ее формами, и перидинии из рода *Gymnodinium*. Летом фитопланктон в зоне фотосинтеза в открытом Байкале становится качественно разнообразнее, но количественно беднее. Появляются *Asterionella*, *Dinobryon*, позднее *Anabaena*, *Gloeotrichia* и др. На мелководьях после продолжительных штелей летом эти водоросли нередко образуют обширные поля «цветения», в открытых же районах появляются в заметном количестве далеко не каждый год. Осенью обнаруживается повышение в планктоне количества диатомовых, наступающее в разных по условиям районах в разное время. Зимой вегетация практически прекращается.

3. Руководящая форма байкальского зоопланктона — рачок эпишура начинает размножаться еще зимой, под льдом, а в некоторые годы — уже с осени. Эта зимне-весенняя вспышка размножения продолжается

до мая. Вторая, более мощная волна размножения наблюдается в начале лета. Наибольшая биомасса эпишуры приходится в открытых районах обычно на период июль—сентябрь. На мелководных период максимальной биомассы эпишуры сдвинут на более ранний срок, чем в открытых районах, в связи с более ранним прогреванием вод. Питается эпишура в основном фитопланктоном, а летом, возможно, и бактериями.

4. В некоторые годы крупное значение в зоопланктоне Байкала приобретает байкальский циклоп (*Cyclops baicalensis*). Максимум размножения циклопов приходится обычно на конец лета. Циклопы — по преимуществу хищники и истребляют молодь рачков, в частности эпишуры. Одновременно с циклопами в открытых водах Байкала появляются в некоторые годы в заметном количестве также другие рачки — дафнии, босмины и др. Остальные организмы зоопланктона в открытых водах Байкала составляют лишь небольшой процент общей биомассы зоопланктона, не более 5—10. Зоопланктоном питаются в Байкале молодь голомянки, бычки-желтокрылки и омуль, а также молодь многих других рыб.

5. Урожай планктона в разные годы резко различен как в количестве, так и в качественном отношении. Диатомеи *Melosira baicalensis* и *M. Binderana* могут в некоторые годы размножаться исключительно бурно, подавляя развитие других водорослей, и давать очень высокую продукцию. В урожайные по мелозире годы (например, 1946, 1950) общее число ее клеток под 1 м² в весенний период достигает в слое 0—250 м 30—50 млрд. и более, а сырой вес — до 300 и более г (3 т под 1 га). Количество клеток в слое 0—50 м доходит в такие годы в период максимума в среднем до 350—500 млн./м³, сырой вес — до 3—4 г, а в слое 0—25 м может значительно превышать эти числа. В другие годы (1947, 1948) даже в период максимума в зоне фотосинтеза (0—25 м) количество диатомовых водорослей не превышает 3—5 млн. клеток в 1 м³, а сырой вес — 30—60 мг, т. е. бывает в 90—100 раз меньше, чем в урожайные годы.

6. В урожайные по зоопланктону годы биомасса зоопланктона (сырой вес) под 1 м² в слое 0—250 м при облове сетью из газа № 50 составляет летом, в период максимума, 50 г и более, а в некоторые годы (1951) — 100—200 г, из которых на эпишуру или циклопов приходится до 95% и более. Количество зоопланктона в верхних слоях достигает 1,5—3 г/м³. В другие годы, например в 1948 г., биомасса зоопланктона, даже в период максимума, не превышает под 1 м² в слое 0—250 м — 20—25 г, а в слое 0—50 м — 0,5—1 г/м³, т. е. она в 2—4 раза ниже, чем в урожайные годы. В районах обширных мелководий и в заливах планктон бывает значительно более богатым, чем в открытых районах.

7. В течение двух периодов в году: 1) весной, после вскрытия Байкала (май), и до наступления в конце июня прямой термической стратификации и 2) осенью, в конце октября и в ноябре, перед наступлением осенней гомотермии, — планктон более или менее равномерно рассеивается в толще вод от поверхности до глубины 200—300 м и глубже. В остальное время года, за исключением глубокой осени и зимы, планктон богаче всего в верхних слоях воды, особенно в слое 0—50 м, где концентрируются от 60 до 90% и более всей биомассы зоопланктона в течение круглых суток и вся вегетирующая масса фитопланктона. Осенью планктон опускается в более глубокие слои. Зимой основная масса резко обедненного планктона оказывается в глубоких слоях, а вблизи мелководий и на мелководных — в придонных слоях.

8. Одним из главных факторов, влияющих на урожай планктона в Байкале, является, наряду со светом, температурный режим. Для фитопланктона важны световые условия в подледный период (обилие снега,

толщина льда и т. п.). Урожайные по планктону годы (например, 1943, 1946, 1950) отличаются от неурожайных повышенной температурой воды летом и значительной длительностью теплого периода в предыдущую осень. Содержание биогенных элементов в урожайные по фитопланктону годы более резко колеблется, чем в неурожайные, тогда как абсолютное количество этих элементов в зоне фотосинтеза перед началом весенней вегетации (осенне-зимний максимум) не подвергается большим изменениям в разные годы.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоров В. Г. 1941. Биологические сезоны в планктоне различных морей. Докл. АН СССР, т. XXXI, № 4.
- Верещагин Г. Ю. 1936. Основные черты вертикального распределения динамики водных масс на Байкале. Сб. «Академику В. И. Вернадскому к пятидесятилетию научн. и педагогич. деят.» Изд. АН СССР. М.
- Вотинцев К. К. 1952. Материалы по динамике биогенных элементов в водах оз. Байкал. Докл. АН СССР, т. LXXXIV, № 2.
- Вотинцев К. К. 1954. Пути миграции кремния в озере Байкал. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
- Гаевская Н. С. 1928. О некоторых инфузориях пелагиали оз. Байкала. Докл. АН СССР, вып. 23.
- Захваткин А. А. 1932. К познанию суточных вертикальных миграций байкальского зоопланктона. Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. II.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I. Изд-во «Сов. наука».
- Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II. Изд-во «Сов. наука».
- Кожов М. М. 1934. Гидрологические и гидробиологические исследования в Баргузинском заливе на Байкале в 1932 г. Изв. Биол. геогр. ин-та при Иркутск. ун-те, т. VI, вып. 1.
- Кожов М. М. 1936. Материалы по гидрологии Малого Моря на Байкале и миграции омуля. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутск. ун-те, т. VII, вып. 1—2.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир оз. Байкал. Иркутск.
- Кожов М. М. 1948. К познанию планктона озера Байкал. Сезонные изменения зоопланктона в оз. Байкал. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутск. ун-те, т. X, вып. 2.
- Кузнецов С. И. 1951. Сравнительная характеристика биомассы бактерий и фитопланктона в поверхностном слое воды среднего Байкала. Тр. Байкальск. лимнол. станции, т. XIII.
- Мантейфель Б. П. 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море. Тр. Полярн. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии, вып. 7.
- Мейер К. И. 1930. Введение во флору водорослей оз. Байкал. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 39, вып. 3—4.
- Скабичевский А. П. 1929. К биологии *Melosira baicalensis*. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 4—5.
- Скабичевский А. П. 1935. Наблюдения над планктоном Баргузинского залива оз. Байкала в летний период 1932 и 1933 гг. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутск. ун-те, т. VI, вып. 2 и 4.
- Скабичевский А. П. 1950. Влияние продолжительности суточного освещения на развитие планктонных водорослей. Докл. АН СССР, т. LXII, № 1.
- Усачев П. И. 1947. Общая характеристика фитопланктона морей СССР. Успехи совр. биологии, т. XXIII, вып. 2.
- Усачев П. И. 1948. Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии. Тр. Ин-та океанологии, т. II.
- Яснитский В. Н. 1930. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926—1928 гг. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутск. ун-те, т. IV, вып. 3—4.
- Яснитский В. Н. 1934. Планктон северной оконечности Байкала. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те, т. VI, вып. 1.
- Яшнов В. А. 1922. Планктон оз. Байкала по материалам Байкальской экспедиции Зоол. музея МГУ в 1917 г. Русск. гидробиол. журн., т. I, № 8.