

УДК 574.5(285.2)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МАССОВЫХ РОДОВ ФИТОПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

© 2006 Л.Р. Измestьева¹, М.В. Мур², С.Э. Хэмптон³, Е.А. Зилов¹¹ НИИ биологии при Иркутском государственном университете, г. Иркутск² Факультет естественных наук, Уэлсли Колледж, г. Уэлсли, США³ Университет Айдахо, Факультет дикой природы, г. Москва, США

Проанализированы изменения наступления годового пика численности 4-х наиболее массовых родов фитопланктона озера Байкал с 1951 по 1999 г. на основе долговременного ряда наблюдений. Несмотря на повышение температуры воздуха и более раннее освобождение ото льда южного бассейна в последнем столетии, сроки массового развития *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Synedra* и *Ankistrodesmus* (= *Monoraphidium*) не изменились. Сигналом к массовому развитию этих водорослей по всей вероятности, в большей степени служат условия освещенности, а не температура. За проанализированный 48-летний период средняя годовая численность *Aulacoseira* существенно снизилась, а численность водорослей других родов практически не изменилась. Снижение численности *Aulacoseira* может быть связано с изменением количества зимних осадков или ледовой обстановки, но эти вопросы требуют дальнейшей проработки.

Введение

В последнее время все чаще появляются сообщения об изменении сезонной динамики и сроков массового развития фитопланктона, особенно в высоких широтах (см. например [4, 21]). При этом указывается на корреляцию изменения сроков массового развития водорослей с повышением температуры воды [7, 10] или ранним вскрытием водоемов, вызванных крупномасштабными климатическими аномалиями, такими, например, как Северо-Атлантическая Осцилляция [8, 19]. Изменения фенологии фитопланктонных видов важны и в том плане, что они могут вызвать разрыв между временем развития фитопланктона и консументов, прерывая или уменьшая, таким образом, поток энергии между трофическими уровнями [6]. Например, когда массовое развитие фитопланктона не совпало по времени с сезонным появлением личинок трески, поскольку фитопланктон и личинки трески реагируют на повышение температуры воды различно, восполнение запасов трески в Северном море существенно пострадало [7].

В озере Байкал многие виды фитопланктона характеризуются выраженной сезонностью пиков развития, приуроченных к определенным коротким интервалам годового цикла [13]. Изменений фенологии фитопланктона оз. Байкал можно ожидать, основываясь на недавних сообщениях как о потеплении в его регионе [18], так и о тенденции более раннего вскрытия озера ото льда [15]. В настоящей работе мы использовали часть материалов базы данных о состоянии планктонного сообщества Байкала за 60 лет [1] для проверки изменений сроков массового развития 4-х родов фитопланктона и проанализировали тренды среднегодовой численности этих родов с 1951 по 1999 г.

Методы

Пробы фитопланктона отбирались ежемесячно (обычно – чаще) с 1945 г. на постоянной пелагической станции в Южном Байкале, расположенной против пос. Большие Коты на расстоянии 2,7 км от берега над глубиной 800 м (51°52'48" с.ш., 105°05'02" в.д.). Пробы фиксировались раствором Утермелля,

осаждались, подсчет водорослей выполнялся под световым микроскопом. В данной работе мы рассматриваем динамику 4-х наиболее массовых родов байкальских водорослей: диатомовых *Aulacoseira*, *Cyclotella* и *Synedra*, зеленой *Ankistrodesmus* (= *Monoraphidium*) в столбе воды 0-50 м.

Наличие изменений среднегодовой численности и времени массового развития мы определяли с помощью линейной регрессии с 1951 по 1999 г. Пиками считали юлианские даты, на которые каждый год приходилось массовое развитие. Из анализа были исключены 3 года (1992, 1993, 1995), поскольку тог-

да отборы проб производились в течение менее чем 10 месяцев. Для каждой регрессии мы применяли тест Дурбина-Уотсона для проверки возможности влияния временной автокорреляции на получаемые результаты. Во всех случаях тест Дурбина-Уотсона показал, что автокорреляция была несущественна ($P > 0,18$).

Результаты

Исследованные роды фитопланктона характеризуются различным сезонным распределением (рис. 1).

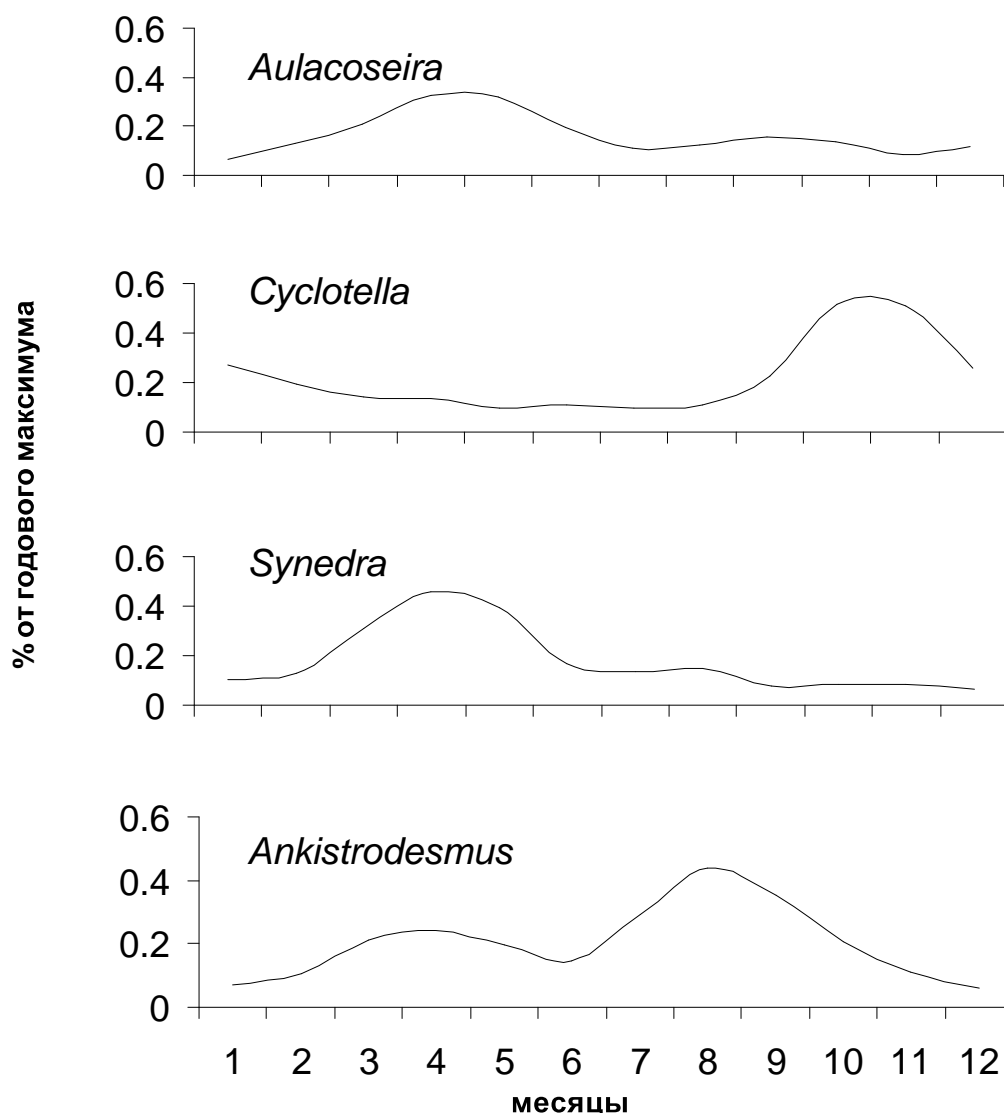


Рис. 1. Среднегодовое (с 1951 по 1999 г.) распределение численности водорослей (в % от годового максимума) в 0-50 м столбе воды по месяцам

Пики диатомей *Aulacoseira* и *Synedra* приходятся на подледный сезон, тогда как *Cyclotella* массово развивается поздней осенью или зимой перед покрытием Байкала льдом. *Ankistrodesmus* же, как правило, наиболее многочислен летом или ранней осенью.

Среднегодовая численность *Aulacoseira* существенно (более чем на 70%) снизилась за рассматриваемый период, тогда как среднегодовая численность 3-х других родов значительно не изменилась (рис. 2). Снижение численности *Aulacoseira* никак не было связано со сроками развития, сроки развития *Aulacoseira*, *Cyclotella* и *Synedra* устойчиво выдерживались все 48 лет (рис. 3).

Ankistrodesmus, напротив, проявляет некоторую тенденцию к более позднему массовому развитию, хотя это изменение и не очень существенно (рис. 3).

Обсуждение

Сезонная динамика трех родов диатомовых водорослей (рис. 1) хорошо соответствует описанной в литературе. Виды родов *Aulacoseira* и *Synedra* обычно составляют основу весеннего цветения подо льдом в марте-апреле [17], тогда как *Cyclotella* обычно массово развивается во время осенней гомотермии в октябре-ноябре [16]. Осенние вспышки развития *Cyclotella*, вероятно, ограничиваются из-за ветрового перемешивания и выедания водорослей копеподой *Epischura baicalensis* Sars [17]. Пики численности *Ankistrodesmus* в августе и сентябре, возможно, обеспечивают пищей копеподиты и взрослую эпишуру до массового появления *Cyclotella* в октябре.

Значительное снижение численности *Aulacoseira* за проанализированный период (рис. 2) вызывает интерес, особенно в связи с тем, что эти водоросли часто доминируют в фитопланктоне Байкала по биомассе и вносят существенный вклад в первичную продукцию [14]. Более того, сообщаемое нами снижение численности водорослей этого рода, возможно, недооценивается. Надо сразу отметить, что годы, не включенные нами в анализ (1992, 1993 и 1995), также не были

годами массового развития *Aulacoseira* («мелозирными годами») [5, 9]. *Aulacoseira baicalensis* (K.Meyer) Simonsen, эндемичный вид рода *Aulacoseira*, развивается подо льдом, но его рост угнетается, если глубина снега превышает 10 см. При таких условиях ослабление света ограничивает как рост диатомей, так и процессы перемешивания воды, удерживающие водоросли в толще воды [11, 16]. Количество снегопадов и толщина снегового покрова возросли в последние десятилетия на севере Евразии, возможно, в ответ на повышение зимних температур [12, 20]. Совместный анализ долговременных трендов толщины снегового покрова и льда с данными долговременных наблюдений численности *A. baicalensis* способен прояснить вопрос о влиянии изменения климата зимой на функционирование байкальского пелагического сообщества.

Удивляет отсутствие сдвига пиков численности 4-х родов водорослей в сторону более раннего развития их за 48 лет. Этого следовало бы ожидать исходя из существенного повышения температуры воздуха в XX столетии [18] и удлинения сезона открытой воды на 16,1 дней за 137 лет [15]. В Северной Европе раннее вскрытие озер ото льда, связанное с Северо-Атлантической Осцилляцией, вызывает ранние вспышки цветения фитопланктона, в частности диатомового [2, 21]. В отличие от озера Байкал весеннее цветение фитопланктона в Северной Европе происходит после схода льда, когда масса озер хорошо перемешивается, поддерживая фитопланктон в толще воды. В Байкале, однако, диатомовые водоросли родов *Aulacoseira* и *Synedra* развиваются главным образом подо льдом (в апреле-мае) и прекращают цветение по схождению льда в период ветрового перемешивания в июне (рис. 1). Следовательно, в оз. Байкал более раннее вскрытие льда может скорее *прекращать* весеннее цветение диатомей, а не сдвигать его на более ранние сроки. Автотрофный пикопланктон, однако, возмещает весеннее развитие диатомей в оз. Байкал в ходе короткого периода прямой температурной стратификации в июле-августе [4], и эти водоросли могут отвечать на более

раннее вскрытие озера сдвигом пика своего обилия, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Представляется возможным, что для некоторых родов фитопланктона сигналом, инициирующим быстрый рост популяции, является, скорее, изменение освещенности, а не температуры.

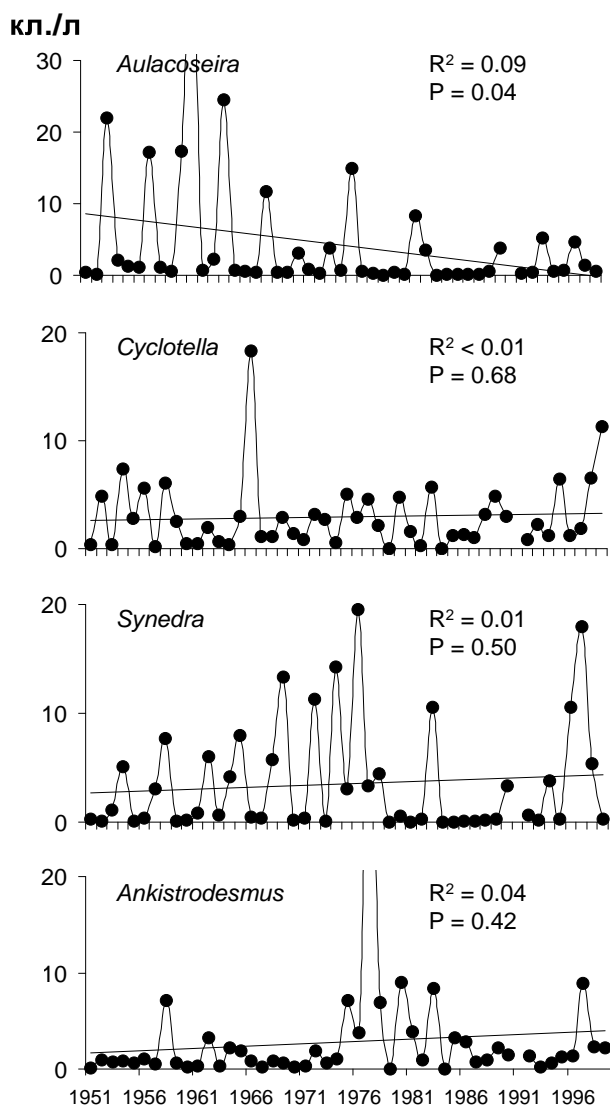


Рис. 2. Среднегодовая численность 4-х родов водорослей в оз. Байкал в столбе воды 0-50 м с 1951 по 1999. Тренды получены с помощью линейной регрессии

В Северной Атлантике сроки весенних вспышек развития диатомей остаются относительно постоянными в течение последней полусотни лет, несмотря на существенное по-

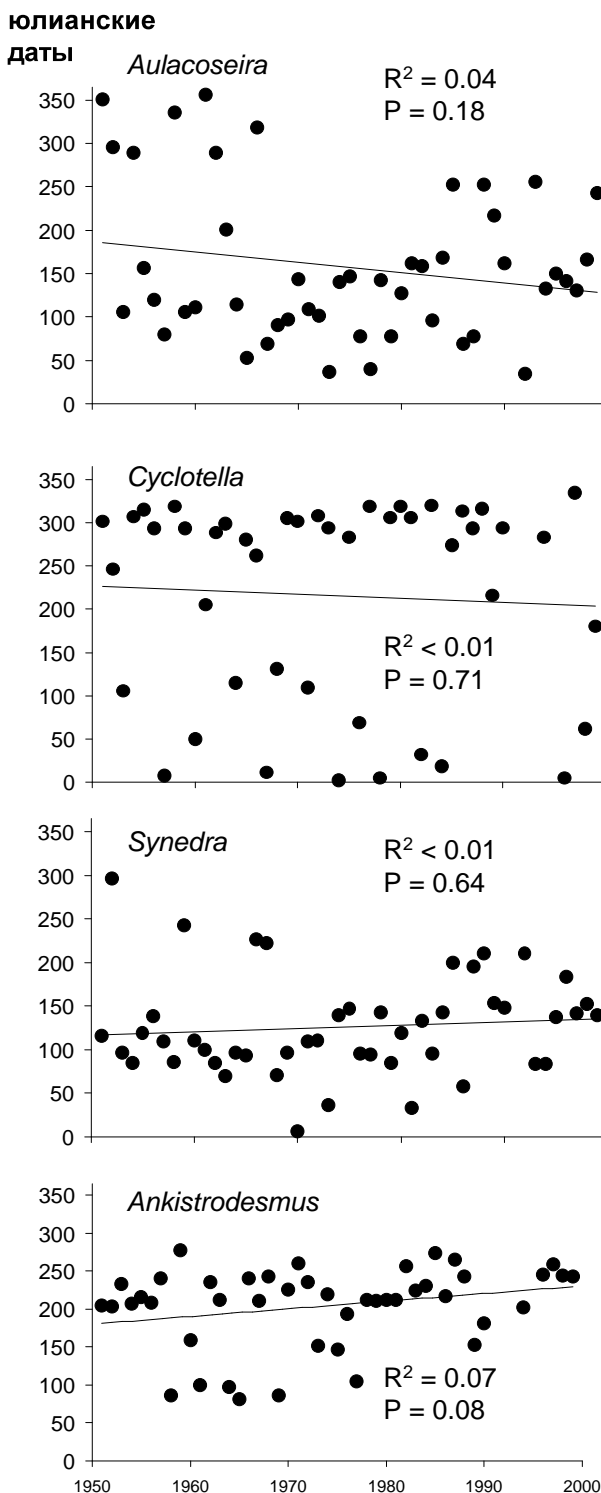


Рис. 3. Юлианские даты пика численности 4-х родов байкальских водорослей в столбе воды 0-50 м с 1951 по 1999. Тренды получены с помощью линейной регрессии (см. методы)

вышение температуры воды [7]. Данные океанологических исследований подтверждают, что сохранение сроков весеннего развития диатомей связано именно с тем, что они кон-

тролируются фотопериодизмом в большей степени, чем температурой [7]. Интересно, что 3 рода, рассматриваемых в настоящей статье, для которых не показано сдвигов сроков весеннего развития – диатомовые водоросли. Единственный род, для которого показано некоторое изменение сроков максимального развития ($p = 0,08$), – *Ankistrodesmus*, зеленая водоросль.

Важно, что расхождение в сроках между развитием последовательных трофических уровней может произойти, если сроки развития фитопланктона останутся прежними, а развитие зоопланктона сдвинется во времени в ответ на повышение температуры воды [7]. В Северной Атлантике сроки цветения диатомей в течение последних 50 лет не изменились, тогда как многие группы зоопланктона стали развиваться раньше, что и создало разрыв трофической цепи, вполне могущий быть ответственным за уменьшение трескового стада. Дальнейший анализ данных долговременных наблюдений планктона оз. Байкал необходим для проверки возможности такого несоответствия в сроках развития

первичных продуцентов и консументов.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Федерального агентства по науке и инновациям Российской Федерации (шифр 2006-РИ-19.0/001/096, государственный контракт № 02.442.11.7261 в рамках Федеральной целевой научно-технической программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники»), грантов по разделу «Университеты России» научной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы» Федерального агентства по образованию Российской Федерации, Национального Центра Экологического Анализа и Синтеза Университета Калифорнии, Санта Барбара, США (The National Center for Ecological Analysis and Synthesis, funded by the U.S.A. National Science Foundation (#DEB-0072909) on the University of California, Santa Barbara) и Национального Научного Фонда США (NSF, #DEB-0528531), Уэлсли Колледжа, Уэлсли, США.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *База состояния* планктона озера Байкал (База данных «ПЛАНКТОН»), № 2005620028 Россия. Свидетельство / Л.Р. Измутьева, Е.В. Пешкова; ГОУВПО Иркутский Государственный университет-№ 2004620262; заявл. 30.11.2004; опубл. 21.01.2005.
2. *Adrian R., Walz N., Hintze T., Hoeg S., Rusche R.* Effects of ice duration on the plankton succession during spring in a shallow polymictic lake // *Freshwater Biology*. 1999. V. 41.
3. *Beaugrand G., Brander K.M., Lindley J.A., Souissi S., Reid P.C.* Plankton effect on cod recruitment in the North Sea // *Nature*. 2003. V. 426.
4. *Belykh O.I., Sorokovikova E.G.* Autotrophic picoplankton in Lake Baikal: Abundance, dynamics, and distribution // *Aquatic Ecosystem Health and Management*. 2003. Vol. 6.
5. *Bondarenko N.A.* Floral shift in the phytoplankton of Lake Baikal, Siberia: Recent dominance of *Nitzschia acicularis* // *Plankton Biology and Ecology*. 1999. Vol. 46.
6. *Cushing D.H.* Plankton production and year-class strength in fish populations—an update of the match-mismatch hypothesis // *Adv. Mar. Biol.* 1990. Vol. 26.
7. *Edwards M., Richardson A.J.* Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // *Nature*. 2004. № 430.
8. *Gerten D., Adrian R.* Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45.
9. *Granin N.G., Jewson D.H., Gnatovsky R.Yu. et al.* Turbulent mixing under ice and the growth of diatoms in Lake Baikal // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 2000. Vol. 27.
10. *Hampton S.E.* Increased niche differentiation between two *Conochilus* species over 33 years of climate change and food web alteration //

- Limnology and Oceanogr. 2005. Vol. 50.
11. *Jewson D.H., Granin N.G.* How can present day studies of diatoms help in understanding past climatic change in Baikal? // *Terra Nostra*. 2000. Vol. 9.
 12. *Kitaev L., Kislov A., Krenke A. et al.* The snow cover characteristics of northern Eurasia and their relationship to climatic parameters // *Boreal Environment Res.* 2002. Vol. 7.
 13. *Kozhova O.M.* Phytoplankton of Lake Baikal: structural and functional characteristics // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1987. Vol. 25.
 14. *Kozhova O.M., Izmet'eva L.R. (Eds).* Lake Baikal: Evolution and Biodiversity. 2nd edition. Leiden: Backhuys Publishers, 1998.
 15. *Livingstone D.M.* Ice break-up on southern Lake Baikal and its relationship to local and regional air temperatures in Siberia and to the North Atlantic Oscillation // *Limnol. and Oceanogr.* 1999. Vol. 44.
 16. *Mackay A.W., Ryves D.B., Battarbee R.W. et al.* 1000 years of climate variability in central Asia: assessing the evidence using Lake Baikal (Russia) diatom assemblages and the application of a diatom-inferred model of snow cover on the lake // *Global and Planetary Change*. 2005. Vol. 46.
 17. *Popovskaya G.I.* Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal // *Aquatic Ecosystem Health and Management*. 2000. Vol. 3.
 18. *Shimaraev M.N., Kuimova L.N., Sinyukovich V.N., Tsekhanovskii V.V.* Manifestation of global climatic changes in Lake Baikal during the 20th century // *Dokl. Earth Sci.* 2002. Vol. 383A.
 19. *Straile D., Adrian R.* The North Atlantic Oscillation and plankton dynamics in two European lakes—two variations on a general theme // *Global Change Biology*. 2000. Vol. 6.
 20. *Ye H.* Decadal variability of Russian winter snow accumulation and its associations with Atlantic sea surface temperature anomalies // *Intern. J. of Climatology*. 2000. Vol. 20.
 21. *Weyhenmeyer G.A., Blenckner T., Pettersson K.* Changes of the plankton spring outburst related to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanogr.* 1999. Vol. 44.

SEASONAL DYNAMICS OF COMMON PHYTOPLANKTON IN LAKE BAIKAL

© 2006 L.R. Izmet'eva¹, M.V. Moore², S.E. Hampton³, E.A. Silow¹

¹Scientific Research Institute of Biology at Irkutsk State University, Irkutsk

²Dept Biological Sciences, Wellesley College, Wellesley, USA

³University of Idaho, Department of Fish and Wildlife, Moscow, USA

Changes in the seasonal dynamics of phytoplankton are potentially important, because they can generate a mismatch between the timing of peak productivity and that of consumers, thereby interrupting energy flow between trophic levels. Here, we use a long term data set for the phytoplankton community in the southern basin of Lake Baikal, Siberia to analyse for changes in the seasonal timing of peak abundance of the 4 most common genera during the period 1951-1999. Despite the development of warmer air temperatures and an earlier date of ice-off in the southern basin during the last century, the timing of peak abundance of *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Synedra*, and *Ankistrodesmus*(=*Monoraphidium*) did not change. These phytoplankton, especially the diatoms, may rely on light rather than temperature as a seasonal cue for initiating rapid population growth. During the 48-year period of analysis, mean annual abundance of *Aulacoseira* declined significantly, but the abundance of the other genera remained unchanged. The decline in *Aulacoseira* may be related to changes in winter precipitation and ice characteristics, but this remains to be examined.