

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.55:583(285.2):581

СТРУКТУРНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ (оз. БАЙКАЛ, РОССИЯ)

© 2023 г. Н. А. Бондаренко^а, И. В. Томберг^а, О. Г. Пенькова^б*, Н. Г. Шевелева^а

^аЛимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

^бИркутский государственный университет, Иркутск, Россия

*e-mail: kaktus@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 25.10.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 25.11.2022 г.

Представлены результаты изучения гидрохимии, структуры и количественных показателей фито- и зоопланктона пролива Малое Море оз. Байкал на современном этапе. Сравнительный анализ новых данных и полученных в прошлом веке, показал, что в функционировании фито- и зоопланктона пролива в последние годы произошел ряд изменений, аналогичных остальным районам озера. Для фитопланктона основные перестройки отмечены в весеннем планктоне: нарушена цикличность годов с максимальным развитием крупноклеточных диатомовых водорослей байкальского комплекса; изменилась структура доминирующих видов. В зоопланктоне пелагиали из-за резкого роста количества коловраток на порядок увеличилась численность, в 2021 г. при интенсивной вегетации диатомовых водорослей происходило угнетение всех групп зоопланктона. В зал. Мухор изменения связаны с увеличением обилия коловраток вплоть до 2021 г. В 2021 г. отмечено уменьшение общей численности фауны планктона, но относительная доля таксономических групп не изменилась, лидировали коловратки.

Ключевые слова: оз. Байкал, фитопланктон, зоопланктон, химия воды, изменение климата, антропогенная нагрузка, структурные изменения

DOI: 10.31857/S0320965223060050, **EDN:** JVQQKT

ВВЕДЕНИЕ

Во многих пресноводных экосистемах в результате климатических колебаний и высокой антропогенной нагрузки в последние годы произошли изменения в структуре водных сообществ и в обилии биоты (Онежское..., 1999; Hampton et al., 2008; Rühländ et al., 2008; Reavie et al., 2017; Курашов и др., 2018; Корнева и др., 2018; Sterner et al., 2020). В донных и пелагических сообществах оз. Байкал также были выявлены структурные перестройки (Hampton et al., 2008; Kravtsova et al., 2014; Izmest'eva et al., 2016; Timoshkin et al., 2016; Бондаренко, Логачева, 2017; Наумова, Зайдыков, 2017; Оболкина, 2018; Bondarenko et al., 2019, 2020; Бондаренко и др., 2020; Sheveleva, Penkova, 2020). В донных растительных сообществах байкальский комплекс замещается видами, ранее не отмеченными в фитобентосе (Kravtsova et al., 2014; Timoshkin et al., 2016), что исследователи связали

с увеличивающейся биогенной нагрузкой. По мнению некоторых ученых (Hampton et al., 2008; Izmest'eva et al., 2016), в летнем пелагическом фитопланктоне южной котловины озера в период 1977–2003 гг. произошли изменения, вызванные глобальным потеплением: температура поверхностного слоя воды увеличилась на 2.0°C, содержание хлорофилла – на 46%. На основе анализа фитопланктона в 1994–2013 гг. (Крашук и др., 2020) отчетливых трендов повышения среднегодовой температуры воды не обнаружено, состояние сообщества в период позднего лета стабильное, отмечены признаки повышения трофности вод у западного побережья Южного Байкала. Изучение пелагического планктона в весенний период 1990–2016 гг. показало, что структурные изменения произошли во всем микропланктоне (Bondarenko et al., 2019). Авторы выявили новых для планктона озера мелкоразмерных жгутиковых – показателей увеличения биогенной нагрузки, а также изменения в составе криофильных диатомовых, связанные с потеплением. Палеоэкологические исследования обнаружили пере-

Сокращения: $N_{\text{общ}}$ – средняя численность; $N_{\text{общ}}$ – содержание общего азота; $N_{\text{мин}}$ – содержание минеральной формы азота.

стройки в обилии диатомовых водорослей, вызванные климатическими колебаниями (Khursevich et al., 2001; MacKay et al., 2006; Roberts et al., 2018).

Климатические колебания в 2000-х годах привели к снижению в оз. Байкал ледового периода: в южной котловине ледостав стал на 20–25 сут короче, чем в прошлом столетии (Троицкая, Шимараев, 2005). Это было связано с увеличением температуры воздуха в последние 100 лет на 1.9°C зимой и на 1.5°C весной (Shimaraev, Domysheva, 2013).

Изменения в кормовой базе вызвали структурные перестройки в зоопланктоне оз. Байкал, где в настоящее время в весенний период в пелагиали повышается роль мелких инфузорий (Оболкина, 2018) и увеличивается обилие коловраток (Наумова, Зайдыков, 2017). Многолетние наблюдения за зоопланктоном пролива Малое Море также выявили значительные трансформации в его структуре (Sheveleva, Penkova, 2020): произошла замена видов в доминантном ядре сообщества, увеличилась относительная доля коловраток (до 60%), уменьшилась относительная численность ветвистоусых ракообразных (с 31–54 до 6–24%). Насколько изменилась кормовая база зоопланктона пролива на сегодняшний день неизвестно: анализа современного состояния фитопланктона пролива нет, имеется только сообщение о резком увеличении нанопланктонных жгутиковых (Бондаренко, 2022).

Цель работы – дать анализ современного состояния фито- и зоопланктона пролива Малое Море оз. Байкал с обсуждением возможных причин, вызвавших изменения в сообществах, – потепления климата и биогенной нагрузки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Место отбора проб. Пролив Малое Море (рис. 1) расположен между западным побережьем оз. Байкал и о. Ольхон. Это излюбленное место отдыха туристов. Наибольшая ширина пролива 18 км, наименьшая – ~4 км, длина, включая зал. Мухор, ~75 км, глубина достигает 200 м.

Пробы воды и планктона отбирали на 7–10 станциях в прибрежной зоне и на 2–3 в пелагиали (рис. 1). Для анализа современного состояния планктона пролива сравнивали оригинальные результаты, полученные в 2019–2021 гг., с опубликованными данными других авторов (Кожова, 1959; Поповская, 1991; Бондаренко и др., 2020), также использовали архивные материалы Н.А. Бондаренко и Н.Г. Шевелевой.

Гидрохимический анализ. Химический состав воды определяли по методикам, общепринятым в гидрохимии пресных вод (Барам и др., 1999; Wetzel, Likens, 2000; Руководство..., 2009). Для измерения величины рН использовали рН-метр с

комбинированным электродом и термокомпенсатором “Эксперт-001” (Россия). Концентрацию растворенного кислорода измеряли методом Винклера. Содержание общего азота, фосфора и органического вещества определяли в нефилтрованных пробах, биогенных элементов и основных ионов – в пробах, профильтрованных через мембранные фильтры с диаметром пор 0.45 мкм. Концентрации биогенных элементов измеряли на спектрофотометре “UNICO-2100” (США): нитриты – с реактивом Грисса, нитраты – с салициловокислым натрием, аммонийный азот – индофенольным методом, фосфаты – методом Дениже-Аткинса с хлористым оловом в качестве восстановителя. Для определения кремниевой кислоты использовали спектрофотометрический метод, основанный на измерении интенсивности окраски желтой кремнемолибденовой гетерополикислоты. Содержание общего фосфора и азота измеряли после высокотемпературного персульфатного окисления на спектрофотометре, количество органических веществ оценивали по перманганатной (ПО) и бихроматной (БО) окисляемости. Концентрацию ионов HCO_3^- , Cl^- , и SO_4^{2-} определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с непрямой УФ-детекцией (“Милюхром А-02”, Россия), ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} – абсорбционным методом, Na^+ и K^+ – пламенно-эмиссионным методом (“AAS-30”, Германия).

Сбор и обработка проб фитопланктона. Исходя из известного факта (Антипова, 1974; Поповская, 1991), что в развитии байкальского фитопланктона отмечено два максимума – весенний и осенний, пробы отбирали в начале июня, во время завершения весенней вегетации водорослей, и осенью. В 2019 г. проведена съемка и в августе. Пробы объемом 1000 мл фиксировали раствором Утермеля, концентрировали методом седиментации. Концентрат просматривали в тройной повторности в камере Нажотта объемом 0.1 мл в световом микроскопе “Pegaval”. При увеличении микроскопа $\times 720$ учитывали и идентифицировали сетные формы и нанопланктон. Биомассу водорослей определяли с учетом индивидуальных объемов их клеток (Макарова, Пичкилы, 1970). Определение водорослей проводили по (Забелина и др., 1951; Komarek, Anagnostidis, 1998; и др.). При статистической обработке экспериментальных выборок использовали стандартные компьютерные программы, вычисляли средние значения выборок со стандартной ошибкой.

Сбор и обработка проб зоопланктона. Пробы отбирали с третьей декады мая по сентябрь, два–три раза в месяц. Планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37.5 см, размер ячеек 110 мкм) облавливали верхний 25-метровый слой. Камеральную обработку проводили по стандарт-



Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб в проливе Малое море. 1 – Малые Ольхонские Ворота; 2 – пос. Сахюртэ (прибрежная точка); 3 – против пос. Сахюртэ (пелагическая точка); 4 – зал. Мухор (прибрежная); 5 – зал. Мухор (в 4 км от первой точки в сторону выхода из залива); 6 – зал. Мухор (третья точка – в 4 км от второй в сторону выхода из залива); 7 – выход из зал. Мухор; 8 – бух. Харогойская; 9 – у пос. Хужир (прибрежная точка); 10 – напротив пос. Хужир (пелагическая точка); 11 – мыс Нюргон; 12 – бух. Карганте; 13 – Большие Ольхонские Ворота.

ной методике (Кожова, Мельник, 1978). Для расчета биомассы использовали индивидуальные массы байкальских организмов (Кожова, Мельник, 1978). Для каждого года вычисляли среднюю численность ($N_{\text{общ}}$, тыс. экз./м³), численность трех основных таксономических групп (коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков), общую биомассу ($B_{\text{общ}}$, мг/м³). По средним значениям рассчитывали отношение между численностью ракообразных и коловраток ($N_{\text{cr}}/N_{\text{rot}}$), среднюю индивидуальную массу организма (w , мг) (Андро-

никова и др., 2000; Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2010). При идентификации использовали определители (Кутикова, 1970; Einsle, 1996; Коровчинский и др., 2021). Доминирующими считали виды с относительной численностью $\geq 5\%$ (Лазарева, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрохимия. Концентрация ионов солевого состава (HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+) в воде изученных районов пролива Малое море

Таблица 1. Динамика химического состава воды в проливе Малое Море

Год	Месяц	Si	N-NH ₄	N-NO ₂	N-NO ₃	N _{общ}	P-PO ₄	P _{общ}	ПО	ХПК
		мг/л							мг О/л	
2016	Сентябрь	0.34	0.004	<0.001	0.01	—	0.001	—	—	—
2018	Июнь	0.30	0.003	<0.001	0.03	—	0.006	—	—	—
2019	Июнь	0.63	0.002	0.001	0.05	—	0.004	—	—	—
	Сентябрь	0.59	0.003	<0.001	0.02	—	<0.001	0.016	—	—
2020	Июнь	0.17	0.002	<0.001	0.02	0.23	0.002	0.021	1.35	8.00
	Сентябрь	0.64	0.004	<0.001	0.01	0.13	0.001	0.008	1.17	7.50
2021	Июнь	0.41	0.001	<0.001	0.03	0.14	0.001	0.011	1.13	6.87
	Сентябрь	0.31	0.002	0.001	0.01	0.12	0.001	0.007	1.07	5.23
Средняя	Июнь	0.38	0.002	<0.001	0.03	0.18	0.003	0.016	1.24	7.43
	Сентябрь	0.50	0.003	<0.001	0.01	0.12	0.001	0.012	1.12	6.37

Примечание. ПО – перманганатная окисляемость; ХПК – химическое потребление кислорода; N_{общ} – содержание общего азота; P_{общ} – содержание общего фосфора; “—” – данные отсутствуют.

значительно не различалась и была близка к таковой открытого озера. Суммарное содержание ионов изменялось от 96 до 98 мг/л. Вода пролива в июне–сентябре была хорошо аэрирована, содержание растворенного кислорода варьировало от 10.2 до 14.1 мг/л (101–115% насыщения). Высокие значения рН (8.08–8.38) в поверхностном слое указывали на активно протекающий процесс фотосинтеза.

Содержание биогенных элементов в разных районах слабо варьировало и имело сходную динамику (табл. 1). Концентрация кремния не превышала 0.72 мг/л, в сентябре ее средняя величина была немного выше (0.48 мг/л), чем в июне (0.40 мг/л). Минимально низкие концентрации кремния наблюдали в июне 2020 г., в поверхностном слое они изменялись в пределах 0.11–0.23 мг/л (табл. 1).

Анализ динамики содержания минерального азота (NO₃ + NO₂ + NH₄) выявил повышенные концентрации в июне (0.010–0.085 мг/л) и дальнейшее их снижение к сентябрю (0.008–0.031 мг/л). Доминировал нитратный азот (80–100% общего содержания N_{мин}), что характерно для богатых кислородом байкальских вод, однако в отдельные сроки в прибрежной зоне отмечали повышение концентрации аммонийной формы. Так, в сентябре 2016 г. (у пос. Хужир), 2019 г. (бух. Карганте) и 2020 г. (у пос. Сахюрта) доля аммония в общем содержании минеральной формы азота (N_{мин}) превысила 40%, что может быть результатом разложения органического вещества. Увеличение концентрации аммонийного азота сопровождалось появлением нитритного азота (табл. 1). В следовых количествах (до 0.001 мг/л) этот компонент регистрировали во всех пробах, где присутствовал аммонийный азот.

Содержание фосфатного фосфора (P_{мин}) низкое (табл. 1), его концентрации не превышали 0.006 мг/л, снижаясь до нулевых значений в отдельные сроки. Расчеты показали, что содержание минеральной формы фосфора достигало лишь 10–36% общего содержания этого элемента, примерно такое же содержание минеральной формы азота (7–30%) было в общей концентрации азота. Преобладание в воде органических форм азота и фосфора хорошо согласуется с повышенным количеством органики в воде пролива. В период исследования перманганатная окисляемость изменялась от 0.9 до 1.62 мг О/л, а общее содержание органики (по ХПК) варьировало в пределах 4.6–10.4 мг О/л.

Анализ усредненных данных не показал значимых различий в межгодовой динамике химических компонентов в воде пролива. Средние концентрации фосфатов, нитратов, общего азота и фосфора, а также органических веществ в июне немного выше, чем в сентябре (табл. 1).

Фитопланктон. Весной 2019 г. фитопланктон состоял из обычных мелкоклеточных доминант последних лет (табл. 2): зеленой *Koliella longiseta* (численность 24–205 тыс. кл./л), золотистой *Dinobryon cylindricum* (8–202 тыс. кл./л) и диатомеи *Synedra acus* subs. *radians* (13–59 тыс. кл./л). Холодолюбивый байкальский комплекс водорослей представлял диатомовый *Stephanodiscus meyeri* (7.3–36.8 тыс. кл./л). Из-за преобладания мелких форм (объем клеток 300–1800 мкм³) биомасса фитопланктона была невысока (129–239 мг/м³) (рис. 2а), и лишь на выходе из пролива достигала 496 мг/м³.

Летний планктон пролива, как и весной, представляли мелкоклеточные формы. Доминирующий вид прибрежья – *Rhodomonas pusilla* (табл. 2).

Таблица 2. Структурные изменения доминирующих видов фитопланктона в проливе Малое Море в конце предыдущего и в начале текущего века

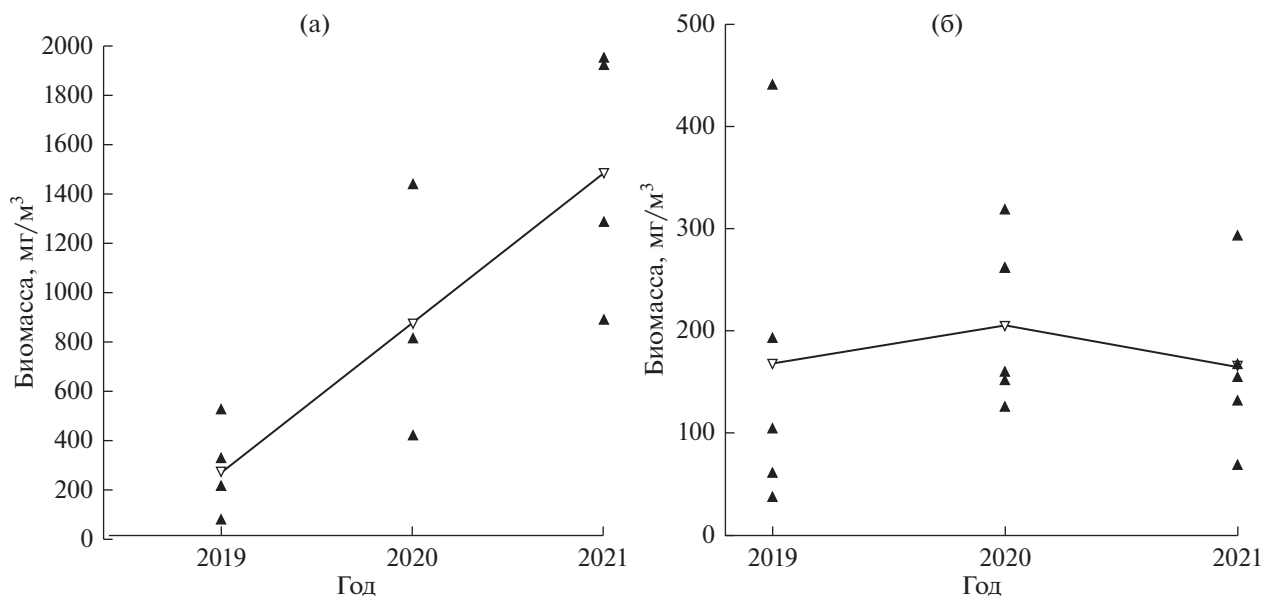
Весенняя вегетация		Осенняя вегетация	
1992–1994 гг.	2019–2021 гг.	1992–1994 гг.	2019–2021 гг.
Bacillariophyta	Bacillariophyta	Bacillariophyta	Dinophyta
<i>Aulacoseira baicalensis</i>	<i>Stephanodiscus meyeri</i>	<i>Cyclotella minuta</i>	<i>Biecheleria</i> sp., <i>Woloszynskia</i> sp.
<i>Stephanodiscus meyeri</i>	<i>Synedra acus</i> subs. <i>radians</i>		
Cryptophyta	Cryptophyta	Cryptophyta	Cryptophyta
<i>Rhodomonas pusilla</i>	<i>Rhodomonas pusilla</i>	<i>Rhodomonas pusilla</i>	<i>Rhodomonas pusilla</i>
Chlorophyta	Chlorophyta		
<i>Binuclearia lauterbornii</i>	<i>Koliella longiseta</i>		
Haptophyta	Haptophyta	Haptophyta	Haptophyta
<i>Chrysochromulina parva</i>	<i>Chrysochromulina parva</i>	<i>Chrysochromulina parva</i>	<i>Chrysochromulina parva</i>

Его численность колебалась в пределах 139–564 тыс. кл./л, в пелагиали он был менее многочислен – 139–313 тыс. кл./л. Здесь фитопланктон состоял преимущественно из пикопланктонных форм (до 200 ± 2.1 млн кл./л, размер клеток до 2 мкм). На некоторых станциях отмечено значительное количество мелких динофлагеллат (9–31 тыс. кл./л). Ранее численность этой группы была $\leq 1885 \pm 691$ кл./л.

Резко по составу отличался фитопланктон зал. Мухор. Доминировали (689–802 тыс. кл./л) колониальные формы цианопрокариот рода *Dolichospermum* (*D. lemmermannii*, *D. spiroides*). Присутствовали крупноклеточная динофитовая водоросль *Ceratium hirundinella* (16 тыс. кл./л) и диатомовая *Asterionella formosa* (70 тыс. кл./л).

В осеннем сообществе развивались только мелкие формы. Доминировала криптофитовая *Rhodomonas pusilla* (24–373 тыс. кл./л). Количество нанопланктонных динофлагеллат увеличилось до 13–52 тыс. кл./л. Биомасса по акватории пролива варьировала от 39 до 194 мг/м³ (рис. 2б) и только в прибрежье бух. Харагойская была 441 мг/м³.

Анализ структуры фитопланктона в завершающей фазе весенней вегетации показал, что в июне 2020 г. по акватории пролива, как и в 2019 г., по численности доминировали зеленая *Koliella longiseta* (126–243 тыс. кл./л) и диатомея *Synedra acus* subs. *radians* (188–244 тыс. кл./л). В прибрежной зоне залива к ним присоединялась нанопланктонная криптофитовая *Rhodomonas pusilla* (514–599 тыс. кл./л). Более крупные водоросли

**Рис. 2.** Биомасса фитопланктона в проливе Малое Море в июне (а) и сентябре (б) 2019–2021 гг.: ▲ – биомасса на станциях отбора проб, ▽ – средние значения.

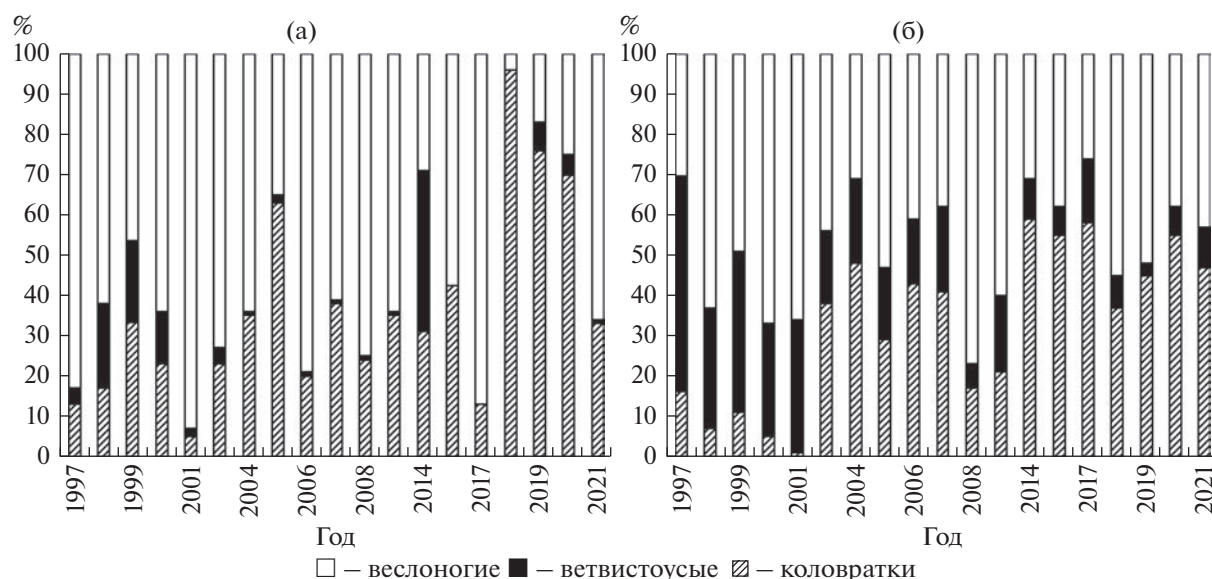


Рис. 3. Относительный вклад (%) таксономических групп в общую численность зоопланктона в 1997–2021 гг.: а – пелагиаль; б – зал. Мухор.

немногочисленны: *Ceratium hirundinella* – до 2.3–5.5 тыс. кл./л, *Asterionella formosa* – 1.6–6.5 тыс. кл./л.

Осенью, как и в предыдущий год, в пелагиали доминировал *Rhodomonas pusilla* (22–183 тыс. кл./л), в прибрежной зоне субдоминантом выступала нанопланктонная гаптофитовая *Chrysochromulina parva* (50–110 тыс. кл./л). Численность *Ceratium hirundinella* не превышала 2.3–5.5 тыс. кл./л.

По степени развития весеннего фитопланктона 2021 г. был высокопродуктивным. Это первый за последние восемь лет (2014–2021 гг.) “мелозирный” год, когда в весеннем планктоне всего озера развивались представители холодолюбивого байкальского комплекса водорослей: колониальные диатомовые *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica* и *Stephanodiscus meyeri*, которых ранее относили к роду *Melosira*. По акватории пролива доминировал *Stephanodiscus meyeri* (от 1.3 до 3.4 млн кл./л). Еще в конце июня в прибрежной зоне регистрировали относительно высокие концентрации этой водоросли (до 104 тыс. кл./л). Биомасса в мелководной зоне была до 1.9 г/м³, в пелагиали >0.9 г/м³ (рис. 2а). Мелкоклеточные водоросли не вносили существенного вклада в биомассу.

Осенью доминировали, как и в предыдущем году, *Rhodomonas pusilla* (17–231 тыс. кл./л) и *Chrysochromulina parva* (72–445 тыс. кл./л). Крупные формы представляла диатомовая байкальского комплекса *Cyclotella minuta* (2–5 тыс. кл./л).

Анализ структуры в конце предыдущего столетия и в начале текущего (табл. 2) показал, что в весеннем фитопланктоне усилилась роль мелкоклеточных видов. Крупные водоросли с объемом

клеток >10000 мкм³, такие как *Aulacoseira baicalensis* и *Binuclearia lauterbornii*, не входили в число доминирующих. В весеннем (за исключением 2021 г.) и осеннем планктоне преобладали мелкие виды с объемом клеток от ~100 до 2000 мкм³, в первую очередь, гаптофитовая *Chrysochromulina parva* и криптофитовый *Rhodomonas pusilla*. Осенью в число доминирующих вошли также нанопланктонные формы родов *Biecheleria* sp. и *Woloszynskia* sp. из динофитовых.

Зоопланктон. В пелагиали доминантное ядро сообщества в 2019 г. представляли тонкие фильтраторы (табл. 3). В группе коловраток при общей их численности 17.7 ± 11.8 тыс. экз./м³ доминировали *Keratella cochlearis* (33); *K. quadrata* (14), *Synchaeta* sp. (7) и *Polyarthra euryptera* (5%). Среди ветвистоусых ракообразных численность 1.5 ± 0.4 тыс. экз./м³, лидировала *Bosmina longirostris* (81%). Обилие зоопланктона в период открытой воды на 80% определяли коловратки (рис. 3), на долю ветвистоусых приходилось ≤10%. В группе веслоногих ракообразных преобладал *Cyclops kolensis* (65%), доля *Epischura baikalensis* достигала 35%.

В заливе Мухор немного <50% численности зоопланктона (41.4 ± 14.5 тыс. экз./м³) приходилось на веслоногих, главным образом на *Mesocyclops leuckartii* (90% в таксономической группе). Количество ветвистоусых *Bosmina longirostris* и *Daphnia galeata* было одинаково, общее – 2.6 ± 0.9 тыс. экз./м³. Ядро коловраток представляли три вида, среди них лидировала *Polyarthra euryptera* ($24.1.6 \pm 8.7$ тыс. экз./м³), на втором месте была *Keratella cochlearis* ($7.22.6 \pm 1.9$ тыс. экз./м³), на *Ascomorpha ecaudis* приходи-

Таблица 3. Доминантный комплекс зоопланктона (% численности таксономической группы) в зал. Мухор и открытой части пролива Малое Море в вегетационный период 1993–2021 гг.

зал. Мухор	Малое Море (пелагиаль)
	1993 г.
–	<i>Epischura baikalensis</i> (66); <i>Cyclops kolensis</i> (34); <i>Bosmina longirostris</i> (64); <i>Daphnia galeata</i> (36); <i>Conochilus unicornis</i> (43); <i>Keratella quadrata</i> (30); <i>Filinia terminalis</i> (6); <i>Collotheca mutabilis</i> (15%)
	1996 г.
–	<i>Epischura baikalensis</i> (13); <i>Cyclops kolensis</i> (87); <i>Bosmina longirostris</i> (80); <i>Daphnia galeata</i> (20); <i>Kellicottia longispina</i> (7); <i>Filinia terminalis</i> (36); <i>Collotheca mutabilis</i> (33%)
	2016 г.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (73); <i>Daphnia galeata</i> (80); <i>Bosmina longirostris</i> (5); <i>Kellicottia longispina</i> (13); <i>Polyarthra euryptera</i> (40); <i>Keratella cochlearis</i> (22%)	<i>Kellicottia longispina</i> (56); <i>Polyarthra euryptera</i> (6); <i>Notholca intermedia</i> (15); <i>Filinia terminalis</i> (5); <i>Daphnia galeata</i> (87); <i>Epischura baikalensis</i> (50); <i>Cyclops kolensis</i> (50%)
	2017 г.
<i>Polyarthra euryptera</i> (47%); <i>Keratella cochlearis</i> (41); <i>Bosmina longirostris</i> (91); <i>Eudiaptomus graciloides</i> (10); <i>Mesocyclops leuckarti</i> (87%)	<i>Epischura baikalensis</i> (94); <i>Bosmina longirostris</i> (97); <i>Kellicottia longispina</i> (48); <i>Filinia terminalis</i> (10); <i>Notholca intermedia</i> (10); <i>Polyarthra euryptera</i> (8); <i>Keratella cochlearis</i> (9%)
	2018 г.
<i>Polyarthra</i> (49); <i>Keratella cochlearis</i> (43); <i>Bosmina longirostris</i> (65); <i>Daphnia galeata</i> (32); <i>Eudiaptomus graciloides</i> (5); <i>Mesocyclops leuckarti</i> (90%)	<i>Epischura baikalensis</i> (93); <i>Synchaeta</i> sp. (7); <i>Notholca intermedia</i> (7); <i>Keratella quadrata</i> (35); <i>Synchaeta grandis</i> (33%)
	2019 г.
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (5); <i>Mesocyclops leuckarti</i> (90); <i>Bosmina longirostris</i> (40); <i>Daphnia galeata</i> (55); <i>Keratella cochlearis</i> (19); <i>Polyarthra euryptera</i> (67); <i>Ascomorpha ecaudis</i> (6%)	<i>Epischura baikalensis</i> (36); <i>Cyclops kolensis</i> (64); <i>Bosmina longirostris</i> (81); <i>Daphnia galeata</i> (19); <i>Keratella cochlearis</i> (33); <i>Synchaeta</i> sp. (7); <i>Keratella quadrata</i> (14); <i>Polyarthra euryptera</i> (5%)
	2020 г.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (97); <i>Bosmina longirostris</i> (23); <i>Daphnia galeata</i> (80); <i>Keratella cochlearis</i> (30); <i>Polyarthra euryptera</i> (45); <i>Ascomorpha ecaudis</i> (17%)	<i>Epischura baikalensis</i> (21); <i>Cyclops kolensis</i> (79); <i>Bosmina longirostris</i> (31); <i>Daphnia galeata</i> (69); <i>Keratella cochlearis</i> (23); <i>Notholca intermedia</i> (12); <i>Keratella quadrata</i> (14); <i>Synchaeta grandis</i> (37%)
	2021 г.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (95); <i>Bosmina longirostris</i> (54); <i>Daphnia galeata</i> (56); <i>Keratella cochlearis</i> (39); <i>Polyarthra euryptera</i> (42); <i>Synchaeta grandis</i> (7%)	<i>Epischura baikalensis</i> (97); <i>Cyclops kolensis</i> (3); <i>Bosmina longirostris</i> (50); <i>Daphnia galeata</i> (50); <i>Notholca intermedia</i> (60); <i>Synchaeta grandis</i> (26%)

Примечание. “–” – данные отсутствуют.

лось лишь 17% (4.7 тыс. экз./м³) численности коловраток.

В 2019 г. численность зоопланктона в зал. Мухор в 3.3 раза превышала таковую в открытой части пролива – 80 ± 20 тыс. экз./м³ (табл. 4).

В 2020 г. в пелагиали пролива количественные показатели зоопланктона мало изменились по сравнению с предыдущим годом (табл. 4), за исключением численности ветвистоусых, их отме-

чено в 2 раза меньше, чем в 2019 г. Доминирующее положение перешло к *Daphnia galeata* (69%). В группе коловраток, представленной пятью видами, изменился состав доминантов. Среди доминирующих видов осталась только *Keratella cochlearis*, которая по относительной доли заняла второе место, но численность ее уменьшилась до 4.5 ± 0.9 тыс. экз./м³. На первое место вышла *Synchaeta grandis* (7.14 ± 3.9 тыс. экз./м³). Два новых

Таблица 4. Количественные показатели зоопланктона в зал. Мухор и открытой части пролива Малое море в вегетационный период

Год	Зал. Мухор				Пелагиаль пролива			
	N , тыс. экз./м ³	B , мг/м ³	N_{cr}/N_{tot} , %	w , мг	N , тыс. экз./м ³	B , мг/м ³	N_{cr}/N_{tot} , %	w , мг
2016	141 ± 19	1087 ± 296	1.20	0.007	1.9 ± 0.5	35 ± 6.5	1.23	0.018
2017	244 ± 64	1000 ± 474	0.50	0.004	2.3 ± 0.3	36 ± 13	6.5	0.015
2018	100 ± 25	603 ± 244	1.70	0.005	38.9 ± 32	76 ± 30	0.04	0.002
2019	80 ± 27	340 ± 160	0.7	0.004	24.1 ± 13	127 ± 52	0.4	0.005
2020	82.8 ± 16	804 ± 230	0.86	0.009	23.6 ± 6.6	81 ± 36	0.22	0.003
2021	33.2 ± 10	62.7 ± 16	0.90	0.002	2.7 ± 0.4	81 ± 43	2.1	0.030

Примечание. B – биомасса; N – численность; N_{cr}/N_{tot} – отношение между численностью ракообразных и коловраток, w – средняя индивидуальная масса.

вида *Notholca intermedia* и *Keratella quadrata* при равной численности (табл. 3) вошли в структурообразующее ядро. В группе веслоногих ракообразных, как и в 2019 г., максимальное абсолютное значение отмечено у *Cyclops kolensis* (79%) (табл. 3).

В зал. Мухор общая численность зоопланктона сравнима с 2019 г. (табл. 4), отмечено увеличение плотности в группе коловраток в 1.6 раза (58.36 ± 18 тыс. экз./м³ против 36 ± 14 тыс. экз./м³ соответственно) и ветвистоусых ракообразных в 2.7 раза. Изменений в доминантном ядре не выявлено. Как и в предыдущий год, высокие абсолютные и относительные показатели зарегистрированы у *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata*, *Polyarthra euryptera*, *Keratella cochlearis* и *Ascomorpha ecaudis* (табл. 3).

Резкие изменения в количественных показателях и структуре зоопланктона отмечены в 2021 г., особенно в пелагиали пролива. Общая численность сократилась на порядок (табл. 4), по сравнению с 2018–2020 гг. Особенно резко уменьшилось число коловраток и ветвистоусых ракообразных (рис. 3). Численность коловраток сократилась на два порядка и стала 0.87 ± 0.4 тыс. экз./м³, клadoцер – 0.001 тыс. экз./м³. Плотность веслоногих ракообразных снизилась в 2–2.7 раза, по сравнению с предыдущими 2019–2020 гг. Из планктона почти выпал *Cyclops kolensis*. В связи с этим произошли существенные изменения в структуре. Доминирующий комплекс представляли эндемики оз. Байкал (табл. 3), кроме ветвистоусых ракообразных, отмеченных в единичных экземплярах. В зал. Мухор также уменьшилась общая численность зоопланктона (табл. 4). Численность коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных сократилась в 1.8, 2.0 и 1.6 раза соответственно. Структурообразующий комплекс представляли *Mesocyclops leuckarti* (95%), в равных долях *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris* (56 и 54%). В ядро ко-

ловраток входили те же виды, что и в предыдущий год, за исключением *Ascomorpha ecaudis*, которую заменила хищная коловратка *Synchaeta grandis* (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первые структурные изменения в фитопланктоне оз. Байкал были отмечены еще в прошлом столетии. Так, Г.И. Поповская (1991) считала, что в дальнейшем в планктонных фитоценозах озера будет уменьшаться роль видов байкальского комплекса и увеличиваться численность мелкоклеточного фитопланктона. В начале нынешнего века выявлены структурные перестройки в весеннем фитопланктоне, выразившиеся в уменьшении роли крупноклеточных диатомовых байкальского комплекса и доминировании мелкоклеточных широко распространенных форм диатомей (Бондаренко, Логачева, 2017; Bondarenko et al., 2019). Авторы посчитали это последствием климатических изменений. Водоросли байкальского комплекса проводят часть своего жизненного цикла в интерстициальной ледовой воде, но озеро стало замерзать позже, а весенняя гомотермия наступать раньше, чем в предыдущие годы (Shimaraev, Domyshcheva, 2013). Период для вегетации водорослей резко сократился. Поздний ледостав – неблагоприятное условие для роста байкальского комплекса диатомовых: у них тяжелый кремнистый панцирь, поэтому поздней осенью, когда уровень инсоляции низок для фотосинтеза, они прикрепляются к нижней поверхности льда в ожидании благоприятных для вегетации весенних условий (Bondarenko et al., 2012). Сбой в ритме “мелозирных” лет мог быть вызван рядом других причин: например, низкой солнечной активностью (Евстафьев и др., 2010). Ранее “мелозирные” (высокопродуктивные) годы в весенний период в оз. Байкал наблюдали раз в 3–4 года (Антипова, 1974), но после

2002 г. высокие урожаи весеннего комплекса водорослей (*Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica* и *Stephanodiscus meyeri*) стали более редкими.

Затем было установлено, что в прибрежной зоне оз. Байкал резко возросло обилие нанопланктонных миксотрофных жгутиковых (Бондаренко и др., 2020), причем максимальные количества этих организмов отмечены в местах повышенной антропогенной нагрузки.

Результаты исследования фитопланктона пролива Малое Море в 2019–2020 гг. показали, что изменения в структуре альгоценозов в сторону мелкоклеточных видов продолжились. Одной из причин произошедших перестроек могло стать изменение биогенной нагрузки в воде пролива. Проведенные работы установили, что суммарные концентрации ионов солевого состава в воде во всех исследованных районах пролива изменялись от 96 до 98 мг/л. Эти величины соответствуют содержанию ионов в воде открытой части оз. Байкал (Домышева и др., 2019) и фоновым, полученным в 50-х годах прошлого века (Вотинцев, 1961). Концентрации биогенных элементов не превышали значения для олиготрофных водоемов и были ниже полученных для пролива ранее (Толмачев, 1959). Следует отметить критически низкое содержание кремния в воде пролива: минимальную концентрацию наблюдали в июне 2020 г. в районе пос. Хужир (0.11 мг/л), в среднем по проливу эта величина была лишь 0.17 мг/л. Это могло стать одной из причин, лимитировавших развитие диатомовых водорослей байкальского комплекса, которые интенсивно вегетировали в прошлом столетии (Кожова, 1959). Весной 2021 г. в проливе доминировал тонкопанцирный *Stephanodiscus meyeri*, а в северной и центральной котловинах озера интенсивно вегетировали *Aulacoseira baicalensis* и *A. islandica*, клетки которых имеют толстые кремнистые стенки. Что касается нанопланктонных жгутиковых, то связь их обилия с увеличением содержания растворенной органики в некоторых районах озера (Бондаренко и др., 2020), в том числе и в проливе Малое Море (Бондаренко, 2022), была установлена ранее. В нашем случае этот факт подтверждается преобладанием органических форм азота и фосфора. В период исследования перманганатная окисляемость изменялась от 0.9 до 1.62 мг О/л, а общее содержание органики (по ХПК) варьировало в пределах 4.6–10.4 мг О/л. Основным источником растворенного органического вещества в озере служат сточные воды туристических баз, расположенных на побережье пролива. Дополнительным источником может служить растворенное органическое вещество, образующееся при разложении микроводорослей планктона, а также макроводорослей и цианопрокариот, интенсивно развивающихся в последние годы на дне мелководных участков оз. Байкал (Timoshkin et al., 2016).

Анализ состояния зоопланктона за период 2019–2020 гг. показал, что, как и в 2018 г., в открытой части пролива произошла существенная перестройка в его структуре. Лидерами по численности стали тонкие фильтраторы: коловратки *Keratella cochlearis*, *Polyarthra euryptera*, *Keratella quadrata*, *Notolca intermedia*, а также хищная *Synchaeta grandis*. Первые три вида считаются показателями эвтрофных вод (Pejler, 1957; Андроникова, 1996). По нашим наблюдениям, доминирование ($\geq 50\%$ численности зоопланктона) коловраток в пелагиали, отмечены спорадическим в 1996 г., 2005 г. и 2013 г. (рис. 3). В 1996 г. и 2005 г. их ядро представляли фильтраторы *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *Filinia terminalis*. Начиная с 2006 г., структурообразующий комплекс коловраток пополнился видами *Keratella cochlearis*, *Syritta stylata*, *Synchaeta grandis*. В связи с увеличением плотности коловраток, с 2019 г. в сообществе возросла абсолютная и относительная роль хищника *Cyclops kolensis* и тонкого фильтратора *Daphnia galeata* против *Bosmina longirostris* (табл. 3). Исключение составил 2021 г. при значительном снижении количества зоопланктона за счет коловраток (рис. 3), что привело к резкому уменьшению их доли до 35%.

В зал. Мухор существенная перестройка в структуре зоопланктона началась с 2002 г. (Sheveleva, Penkova, 2020). Эти изменения связаны с резким увеличением численности коловраток вплоть до 2021 г., исключением были лишь 2008, 2009 и 2012 гг., когда в планктоне преобладали веслоногие ракообразные, главным образом, *Mesocyclops leuckarti*. Устойчивое доминирование коловраток отмечено с 2014 по 2021 гг. (рис. 3). Два вида-индикатора эвтрофных вод *Keratella cochlearis* и *Polyarthra euryptera* с 2016 г. достигали 66–92% численности коловраток. В 2021 г. общая численность зоопланктона сократилась в 2.5 раза, но относительная доля таксономических групп не изменилось, коловратки лидировали, как и в предыдущие годы.

Средняя биомасса особи (w) в пелагиали с 2018 по 2020 гг. достигала 0.002, 0.005 и 0.003 мг соответственно, что характерно для эвтрофных вод (Андроникова, 1996). В 2021 г. она увеличилась на порядок – 0.03 мг, при относительно такой же биомассе зоопланктона, что и в предыдущем году (табл. 4). В зал. Мухор значения w за этот период были более стабильны – от 0.004 до 0.009 мг, что соответствует эвтрофному типу.

Преваляирование мелких форм водорослей, и в первую очередь фитофлагеллат (криптофитовых, динофитовых и гаптофитовых), которых ранее не регистрировали в планктоне пролива Малое Море (Кожова, 1959; Поповская, 1991), стало пусковым механизмом не только для дальнейших перестроек в структуре микропланктона, но и в трофических сетях. Известно, что трансформации в

структуре продуцентов, находящихся в начале пищевой цепочки, определяют функционирование ее дальнейших звеньев. Ранее в зоопланктоне оз. Байкал были выявлены структурные перестройки (Наумова, Зайдыков, 2017; Оболкина, 2018), в том числе и в проливе Малое Море (Sheveleva, Penkova, 2020). Комплексный анализ современного состояния фито- и зоопланктона пролива, проведенный в данной работе, показал, что изменения в структуре зоопланктона пролива тесным образом связаны с перестройками в его кормовой базе. В середине прошлого века (с 1946 г. по 1966 г.) обилие *Cyclops kolensis* было строго привязано к “мелозирным” годам (Евстафьев и др., 2010), в настоящее время в проливе Малое Море такая зависимость не наблюдается. По нашим данным, это связано с нарушением межгодовой динамики функционирования фитопланктона. В проливе Малое Море с 1996 г. по 2021 г. циклопы демонстрировали выраженный межгодовой цикл в 6 лет, ранее не наблюдавшийся и не связанный с динамикой “мелозирных” лет. Эпишура не проявила определенной цикличности на этом отрезке времени, хотя ранее демонстрировала пики обилия в “межмелозирные” годы. У других представителей зоопланктона также не выявлена определенная цикличность развития. Это можно объяснить тем, что прежние трофические отношения разрушены, а новые еще не сложились. Формирование новой пищевой цепи вследствие изменений в фитопланктоне достаточно подробно рассмотрено в работах для морских экосистем (Honsell et al., 2013; De Lima et al., 2019) и для пресноводных (Бизина, 1977; Крючкова, 1989; Трифонова и др., 2003).

Структурные изменения в зоопланктоне, которые выразились в замене доминирующих видов и росте численности, особенно у коловраток, происходят постепенно по мере эвтрофирования озер (Андроникова, 1996; Иванова, 1997; Алимов, 2017). Такие изменения, начиная с 2002 г., отмечены нами в зал. Мухор, где произошло увеличение общей численности в 3 раза, в том числе коловраток в 6 раз, а веслоногих, главным образом, циклопов (*Thermocyclops crassus* + *Mesocyclops leuckarti*), в 2 раза. Как и в предыдущие годы (2002–2018 гг.), в последние три года в коловратки лидируют по численности (рис. 3).

Доминирующие в пелагиали пролива Малое Море мелкие формы криптофитовых, динофитовых и гаптофитовых водорослей – излюбленная пища многих коловраток (Кутикова, 1970; Гутельмахер и др., 1988; Монаков, 1998; Галковская, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006), в том числе, представителей рода *Keratella* (Галковская и др., 1988; Gilbert, 2022). В связи с этим, в 2019–2020 гг. численность коловраток здесь также увеличилась: у *K. cochlearis* составила 2.5–8.2; *Synchaeta grandis* – 1.6–4.5; *Polyarthra eurytemora* – 3.6–8.8 тыс. экз./м³

против 0.03–0.2, 0–0.005 и 0.05–0.025 тыс. экз./м³ в 2016–2017 гг. соответственно.

Несмотря на перестройку в сообществе и увеличение численности в некоторых таксономических группах, межгодовые изменения общей численности и биомассы зоопланктона в зал. Мухор и проливе Малое Море в 1997–2021 гг. укладываются в амплитуду многолетних колебаний для всего озера.

Выводы. Проведенные исследования показали, что, как и в других районах озера, в функционировании фито- и зоопланктона пролива Малое Море в последние годы произошел ряд перестроек, связанных с климатическими изменениями и с биогенной нагрузкой. Климатические колебания, вызвавшие сокращение периода ледостава, и низкая солнечная активность привели в весенний период к нарушению цикличности годов с максимальным развитием диатомовых водорослей байкальского комплекса и доминированию мелкоклеточных видов. В летнем фитопланктоне в доминирующую группу, как следствие преобладания в воде органических форм азота и фосфора, вошли миксотрофные фитофлагеллаты: криптофитовые, гаптофитовые и динофитовые. Состояние осеннего фитопланктона можно оценить как более стабильное, разброс биомасс незначителен, но обилие диатомовой *Cyclotella minuta* низкое (2–5 тыс. кл./л). В прошлом столетии осенний максимум в развитии этой водоросли достигал 150–300 тыс. кл./л. Анализ состояния зоопланктона показал, что в пелагиали пролива, начиная с 2018 г. численность увеличилась на порядок. Это связано с изменениями в структуре сообщества, главным образом, с увеличением численности коловраток. В 2021 г. при обильном развитии диатомовых водорослей происходило угнетение всех групп зоопланктона. Из-за резкого уменьшения количества коловраток и их основного потребителя – циклопов нарушены трофические связи. В зал. Мухор аналогичные перестройки в сообществе не зафиксировали: как и в прежние годы, доминантами были коловратки, на втором месте – веслоногие ракообразные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания Лимнологического института СО РАН 0279-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. 2017. Стабильность и устойчивость водных экосистем // Гидробиол. журн. Т. 53. № 1. С. 3. <https://doi.org/10.1615/Hydrobiol.v53.i3.10>
- Андроникова И. Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука.
- Андроникова И. Н., Авинский В. А., Рахала М. 2000. Показатели сообщества зоопланктона как инстру-

- мент мониторинга больших глубоководных озер // Мониторинг, исследования современного состояния и проблемы управления ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 178.
- Антипова Н.Л.* 1974. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960–1970 гг. // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С. 75.
- Барам Г.И., Верещагин А.Л., Голобокова Л.П.* 1999. Применение микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии с УФ-детектированием для определения анионов в объектах окружающей среды // Аналит. химия. Т. 54. № 9. С. 962.
- Бизина Е.В.* 1977. Соотношение пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ: обзор гипотез // Журн. общ. биол. Т. 58. № 5. С. 26.
- Бондаренко Н.А.* 2022. Пространственно-временной анализ развития нанопланктонных динофитовых в оз. Байкал // Биология внутр. вод. № 3. С. 247. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030020>
- Бондаренко Н.А., Логачева Н.Ф.* 2017. Структурные изменения в фитопланктоне прибрежной зоны озера Байкал // Гидробиол. журн. № 6. С. 17. <https://doi.org/10.1615/НydrobJ.v53.i2.20>
- Бондаренко Н.А., Русанов И.И., Черницына С.М. и др.* 2020. Функционирование микроводорослей подледного планктона и ледовой интерстициали в прибрежной зоне озера Байкал // Микробиология. Т. 89. № 3. С. 344. <https://doi.org/10.1134/S0026261720030054>
- Вотинцев К.К.* 1961. Гидрохимия озера Байкал. М.: Изд-во АН СССР.
- Галковская Г.А.* 2005. Сообщество коловраток пелагического зоопланктона стратифицированных озер: структурные показатели и пути включения в трофические сети // Коловратки. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок. С. 37.
- Галковская Г.А., Митянина И.Ф., Головщиц В.А.* 1988. Эколого-биологические основы массового культивирования коловраток. Минск: Наука и техника.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г.* 1988. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Серия Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 6. М.: ВИНТИ.
- Домышева В.М., Сороковикова Л.М., Синюкович В.Н. и др.* 2019. Ионный состав воды озера Байкал, его притоков и истока реки Ангара в современный период // Метеорология и гидрология. № 10. С. 77. <https://doi.org/10.3103/S1068373919100078>
- Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А., Мельник Н.Г.* 2010. Анализ многолетней динамики основных звеньев трофической сети в пелагиали озера Байкал // Изв. Иркут. ун-та. Серия: Биология. Экология. Т. 3. № 1. С. 3.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шещукова В.С.* 1951. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука. Вып. 4.
- Иванова М.Б.* 1997. К вопросу об определении состояния озерных экосистем при антропогенном воздействии // Биология внутр. вод. № 1. С. 5.
- Кожова О.М.* 1959. Фитопланктон Малого Моря // Труды Байкальской лимнологической станции. М.: Изд-во “Наука”. Вып. 16. С. 255.
- Кожова О.М., Мельник Н.Г.* 1978. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. и др.* 2018. Распределение фитопланктона в волжских водохранилищах летом 2015 г. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82. № 85. С. 2.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др.* 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. Систематическая часть. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Крашук Л.С., Шимараева С.В., Зилов Е.А.* 2020. Пространственно-временные изменения фитопланктона в оз. Байкал в период позднего лета. 1. Температура воды и численность фитопланктона // Биология внутр. вод. № 1. С. 27. <https://doi.org/10.1134/S1995082920010083>
- Крючкова Н.М.* 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др.* 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце 20–начале 21 веков // Биосфера. Т. 10. № 2. С. 65. <https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439>
- Кутикова Л.А.* 1970. Коловратки фауны СССР (Rotatoria) подкласс Euritatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). Л.: Наука.
- Лазарева В.И.* 2010. Особенности многолетней (1956–2005 гг.) динамики зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. Т. 37. № 5. С. 590. <https://doi.org/10.1134/S0097807810050088>
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчиникова Н.К.* 2001. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. № 4. С. 46.
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О.* 1970. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. Т. 55. № 10. С. 1488.
- Монаков А.В.* 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН.
- Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю.* 2017. Весенний зоопланктон пелагиали озера Байкал // Гидробиол. журн. Т. 53. № 5. С. 33. <https://doi.org/10.1615/НydrobJ.v54.i1.30>
- Оболкина Л.А.* 2018. Межгодовая динамика весенних инфузорий в Южном Байкале // Тез. Междунар. конф. “Пресноводные экосистемы – современные вызовы”. Иркутск, 10–14 сентября 2018. Иркутск. С. 264.

- Онежское озеро. 1999. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Поповская Г.И. 1991. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. 2006. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Вод. ресурсы. Т. 33. № 5. С. 615. <https://doi.org/10.1134/S0097807806050095>
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Часть I. 2009. Ростов-на-Дону: НОК.
- Толмачев В.А. 1959. К гидрохимии Малого моря // Тр. Байкальск. лимнол. станции. М.: Изд-во “Наука”. Вып. 16. С. 137.
- Трифонов И.С., Воронцова Н.К., Макарецва Е.С. и др. 2003. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. СПб.: НИИ химии СПбГУ.
- Троицкая Е.С., Шимараев М.Н. 2005. Условная прозрачность и температура воды в Южном Байкале // Оптика атмосферы и океана. Т. 18. № 1–2. С. 130.
- Bondarenko N.A., Belykh O.I., Golobokova L.P. et al. 2012. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within fresh-water ice covering the surface of Lake Baikal // J. Microbiol. V. 50. P. 8.
- Bondarenko N.A., Vorobyova S.S., Zhunchenko N.A., Golobokova L.P. 2020. Current state of phytoplankton in the littoral area of Lake Baikal, spring 2017 // J. Great Lakes Res. V. 46. P. 17. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2019.10.001>
- Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkin L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal // Limnologia. V. 75. P. 19. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.01.002>
- De Lima D.T., Moser O.G.A., Piedras F.R. et al. 2019. Abiotic changes driving microphytoplankton functional diversity in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica) // Frontiers in Mar. Sci. V. 6. P. 1. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00638>
- Einsle U. 1996. Copepoda: Cyclopoida. Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 10. N.Y.; Amsterdam: SPB Acad. Publ. BV.
- Gilbert J.J. 2022. Food niches of planktonic rotifers: diversification and implications // Limnol., Oceanogr. V. 67. P. 2218. <https://doi.org/10.1002/lno.12199>
- Hampton S.E., Izmes'teva L.R., Moore M.V. et al. 2008. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Global Change Biol. V. 14. P. 1947. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x>
- Honsell G., Bonifacio A., de Bortoli M. et al. 2013. New insights on cytological and metabolic features of *Ostreopsis* cf. *ovata* Fukuyo (Dinophyceae): A multidisciplinary approach // PLoS ONE. № 8. e57291.
- Izmes'teva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al. 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 6. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.11.006>
- Khursevich G.K., Karabanov E.B., Prokopenko A.A. et al. 2001. Insolation regime in Siberia as a major factor controlling diatom production in Lake Baikal during the past 800,000 years // Quat. Int. V. 80. P. 47. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(01\)00018-0](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(01)00018-0)
- Komárek J., Anagnostidis K. 1998. Cyanoprokaryota. Chlorococcales, Heidelberg; Berlin, Spektrum, Akad. Verl. // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1.
- Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Khanaev I.V. et al. 2014. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 40. P. 441. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2014.02.019>
- Mackay A.W., Ryves D.B., Morley D.W. et al. 2006. Assessing the vulnerability of endemic diatom species in Lake Baikal to predicted future climate change: a multivariate approach // Global Change Biol. V. 12. P. 2297. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01270.x>
- Pejler B. 1957. Taxonomic and ecological studies on planktonic Rotatoria from Central Sweden // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens handlingar; serie 4. Stockholm: Almqvist & Wiksell. Bd 6. № 7.
- Revie E.D., Sgro G.V., Estep L.R. 2017. Climate warming and changes in *Cyclotella* sensu lato in the Laurentian Great Lakes // Limnol., Oceanogr. V. 62. P. 768. <https://doi.org/10.1002/lno.10459>
- Rühland K., Paterson A.M., Smol J.O. 2008. Hemispheric-scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes // Global Change Biol. V. 14. P. 2740. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008>
- Roberts S.L., Swann E.A., McGowan S. et al. 2018. Diatom evidence of 20th century ecosystem change in Lake Baikal, Siberia // PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208765>
- Sheveleva N.G., Penkova O.G. 2020. Long-term dynamics of the zooplankton community in the southern part of the Maloye More Strait (Lake Baikal) // Limnol. and Freshwater Biol. № 4. P. 746. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-746>
- Shimaraev M.N., Domysheva V.M. 2013. Trends in hydrological and hydrochemical processes in Lake Baikal under conditions of modern climate change, in Climatic change and global warming of inland waters. New York: Wiley-Blackwell. P. 43.
- Sterner R.W., Reint K.L., Lafrancois B.M. et al. 2020. A first assessment of cyanobacterial blooms in oligotrophic Lake Superior // Limnol., Oceanogr. V. 9999. P. 1. <https://doi.org/10.1101/2020.11.03.366955>
- Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M. et al. 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 487. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.02.011>
- Wetzel R.G., Likens G.E. 2000. Limnological Analyses. New York: Springer.

Changes in Phyto- and Zooplankton under the Climatic Shifts and Anthropogenic Load (Lake Baikal, Russia)

N. A. Bondarenko¹, I. V. Tomberg¹, O. G. Pen'kova^{2, *}, and N. G. Sheveleva¹

¹*Limnological Institute of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

²*Irkutsk State University, Irkutsk, Russia*

**e-mail: kaktus@lin.irk.ru*

The hydro-chemical data collected today and structural and quantitative parameters of phyto- and zooplankton from Maloe More Strait, Lake Baikal, were analysed. Comparison of current and earlier observations revealed recent alterations in phyto- and zooplankton functions analogous to other areas of Lake Baikal. Major reconstructions in phytoplankton were registered in spring: violation in cycles of annual growth maxima of large-cell Baikalian diatoms and changes in dominant species. Dramatic abundance of rotifers caused the increase by an order of magnitude in pelagic zooplankton numbers in 2019–2020. In 2021, all of these groups were suppressed under intensive diatom vegetation. In the Mukhor bay, such changes were related to a sharp increase of rotifer numbers until 2021. In 2021, we observed decline in plankton abundance, meanwhile the relative proportion of taxonomic groups did not change with dominance of rotifers.

Keywords: Lake Baikal, phyto- and zooplankton, water chemistry, change in climatic parameters, anthropogenic load, structural changes