

# Seasonal changes of phyto-, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the photic layer of Lake Baikal

Bashenkhaeva M.V.\*, Titova L.A., Martsinechko A.S., Sakirko M.V., Galachyants Yu.P.

Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya Str., 3, Irkutsk, 664033, Russia

**ABSTRACT.** This research was investigated the seasonal changes in phytoplankton, bacterioplankton and autotrophic picoplankton as well as environmental parameters in the photic layer of Lake Baikal. Using microscopy methods, 43 species belonging to Bacillariophyta, Dinophyta, Chlorophyta, Chrysophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Charophyta and Cyanoprokaryota have been identified. Bacillariophyta and Chlorophyta were dominating throughout the year. The Shannon, Simpson, InvSimpson diversity indices, and evenness index showed that microalgae communities varied seasonally. In late spring these indices were significantly lower than in the under-ice period, summer and autumn that is due to the fact of the dominance of one species *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal in the community. The abundance and biomass of phytoplankton also varied significantly depending on the season. Five different periods of phytoplankton development were identified, which were regulated by physicochemical factors.

**Keywords:** microalgae, bacteria, cyanobacteria, diversity, seasonal dynamics, physicochemical factors

## 1. Introduction

Phytoplankton is a main component in production of organic matter, it provides about 50% of global primary production, and is a major source of energy for aquatic ecosystems (Field et al., 1998). Given the important role of phytoplankton, seasonal changes in its structure affect the entire biogeochemical cycle in water bodies (Cloern, 1996; Behrenfeld et al., 2006). Mechanisms of seasonal succession are rather well studied for both freshwater and marine water bodies (Levasseur et al., 1984; Pinckney et al., 1998; Anneville et al., 2004; Gasiūnaitė et al., 2005; Pilkaitytė, Razinkovas, 2007). It is shown that changes in phytoplankton depend on seasonal variations in physical factors, nutrient concentrations, and phytoplankton consumption by zooplankton (Winder, Sommer, 2012). In addition, the development of bacterioplankton in water bodies is closely related to the development of phytoplankton. Bacterioplankton is the main component of the microbial loop and provide a trophic link with macroorganisms (Fuhrman, Azam, 1980). Heterotrophic bacteria mineralize organic matter, which is synthesized by producers, or

decompose suspended matters (Ducklow, 1993). Part of bacterioplankton, such as cyanobacteria, is autotrophic and receives energy as a result of photosynthesis (Fukami et al., 1996). It has been shown that bacterioplankton plays a main role in the flow of carbon in aquatic ecosystems, as well as in nitrogen fixation, nitrification, denitrification, and methanogenesis (Häder et al., 1998).

The first studies of phytoplankton of freshwater oligotrophic Lake Baikal began 100 years ago, and they are still being carried out nowadays (Yasnitskiy, 1923, 1930; Antipova, 1963; Antipova, 1974; Kozhova, Izmet'eva, 1998; Popovskaya, 1977; Svyatenko et al., 2002; Hampton et al., 2008; Mokryi, 2011; Izmet'eva, Shimaraeva, 2012; Popovskaya et al., 2015; Bondarenko et al., 2019). Phytoplankton is characterized by heterogeneous spatial distribution throughout the water area and interannual and seasonal fluctuations in the abundance and biomass of algae (Votintsev et al., 1975; Popovskaya, 1977; Popovskaya, 2000). Studies of bacterioplankton, its vertical and horizontal distribution, and seasonal changes have been systematically carried out for several decades (Maksimova, 1973, 1976; Maksimova and Maksimov, 1989; Ahn et al., 1999;

\*Corresponding author.

E-mail address: [maria.bashenkhaeva@gmail.com](mailto:maria.bashenkhaeva@gmail.com) (M.V. Bashenkhaeva)

Received: April 02, 2023; Accepted: April 18, 2023;

Available online: April 26, 2023

© Author(s) 2023. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



Parfenova et al., 2000; Straškrábová et al., 2005). Autotrophic picoplankton is an important component of the lake ecosystem (Popovskaya, 1968; Popovskaya, Belykh, 2003; Belykh, Sorokovikova, 2003; Belykh et al., 2006), during the summer it is able to create from 60 to 90% of primary production (Nagata et al., 1994). Seasonal dynamics of biological parameters (abundance and biomass of microalgae, bacteria and autotrophic picoplankton) and physicochemical factors are important for understanding the current state of the lake ecosystem.

This work presents the results of the annual dynamics of abundance, biomass and species composition of phytoplankton, abundance of bacterioplankton and autotrophic picoplankton, as well as its correlations with the physicochemical parameters in the photic layer of Lake Baikal in 2022 year.

## 2. Material and methods

Water samples were taken monthly from February 2022 to March 2023 in the southern basin of Lake Baikal at the station of 2.5 km away from the shore near Bolshiye Koty settlement (51°53'8" N, 105°05'36"E). Samples were taken with a Niskin bottle from the depth of 0, 5, 10, 15, 20, and 25 m and combined into one integral sample. Temperature measurements were obtained using a portable temperature sensor, transparency was measured using a Secchi disk. Dissolved oxygen (DO) was measured using iodometry according to Winkler (Wetzel, Likens, 1991), pH was determined with a portable pH meter, the electrical conductivity of water ( $EC^{25}$ ) was measured with a conductometer Expert-002 (Russia).

To determine the mineral forms of biogenic elements, the measurements were carried out in water filtered through 0.45- $\mu$ m pore-size membrane filters (Vladisart, Russia). The concentration of biogenic elements was determined by a spectrophotometer PE-5400VI (Russia): nitrates ( $NO_3^-$ ) (GOST 33045–2014) with sodium salicylate, nitrites ( $NO_2^-$ ) (GOST 33045–2014) using the Griess reagent, ammonia nitrogen ( $NH_4^+$ ) by the indophenol method, silicon (Si) as silicomolybdic heteropolyacid (Wetzel, Likens, 1991), and phosphates ( $PO_4^{3-}$ ) as phosphomolybdenum complex (ISO 6878:2004). Total phosphorus (TP) and nitrogen (TN) were measured in unfiltered water. TP was determined as a phosphorus-molybdenum complex after oxidation with potassium persulfate in an acidic medium, TN after oxidation with potassium persulfate when heated in an alkaline medium to nitrates, followed by spectrophotometric determination of their own absorption in the ultraviolet region of the spectrum (RD 52.24.532-2016). To determine the chemical oxygen demand (COD), a photometric method was used based on the oxidation of organic and some inorganic substances with dichromate ion in an acidic medium when heated in the presence of a silver sulfate catalyst (ISO 15705:2002). COD data were recalculated for organic matter. Determination of COD was carried out both for filtered samples, obtaining data on the content

of dissolved organic matter (DOM), and for unfiltered, determining the total organic matter content (TOM). By subtracting DOM from TOM, particulate organic matter (POM) was obtained.

For quantification of microalgae, 1,2 L of integral samples were fixed by Lugol solution. Phytoplankton was counted using a light microscope Axiostar Plus (Zeiss, Germany). Total phytoplankton abundance (TPA) was quantified by Kuzmin's method (Kuzmin, 1975); total phytoplankton biomass (TPB) was estimated by the method of Makarova and Pichkily (1970). For identification of species 20 ml of the samples filtered through 0.8- $\mu$ m polycarbonate filters (Whatman, USA). Then, 20 ml of 70% ethanol was passed through the filter. The filter was dried at room temperature, attached to the stub for scanning electron microscope (SEM), and coated with gold in an SDC 004 vacuum evaporator (Balzers, Liechtenstein). The samples were analyzed on QUANTA 200 SEM (FEI Company; Hillsboro, USA). For estimation of total bacterial abundance (TBA), samples were fixed with 2.5% glutaraldehyde solution and stained with 4, 6-diamidino-2-phenylindole (DAPI), then filtered through 0.22- $\mu$ m black polycarbonate filters according to a standard protocol (Wetzel and Likens, 2000). Samples were analyzed on an inverted fluorescence microscope Axiovert 200 (Zeiss, Germany). Counts were taken in no less than 20 microscopic fields per sample. TBA was calculated using a formula as described earlier (Gerhardt et al., 1981). To quantify autotrophic picoplankton, 20–30 ml of each sample fixed with glutaraldehyde (final concentration 2.5%) was filtered through 0.45- $\mu$ m filter ("REATREK-Filter", Russia) stained with Sudan black. The samples were analyzed using an Axiovert 200 microscope (Zeiss, Germany) equipped with an HBO 100W mercury lamp at  $\times 1000$  magnification. Autofluorescence of cyanobacteria was observed under a green filter (wavelength 530–585 nm); microphotographs were taken with a Pixera Pengium 600CL camera (DiRactor™) using the VideoTesT-Size 5.0 program.

Statistical analyses were performed in R. To check correlations between environmental factors and biological parameters, a matrix of the pairwise Spearman's rank correlation coefficients was computed using `rcorr` function of R package `Hmisc` v.4.7-1 (Harrell Jr, 2022) followed by calculation of *p*-values with `cor.mtest` function of R package `corrplot` v.0.92 (Wei, Simko, 2021). Correlation matrix was visualized with function `corrplot` of R-package `corrplot`. To show differences between samples according to species composition of phytoplankton and its abundance the principal coordinates analysis (PCoA) based on the Hellinger distance measure was used. To assess the alpha diversity of phytoplankton, the Shannon and Simpson indices, the inverse Simpson index, and the evenness index were calculated. One-way ANOVA, Kruskal-Wallis statistical tests and Tukey HSD post-hoc test were used to examine the alpha-diversity of communities in different seasons.

### 3. Results and discussion

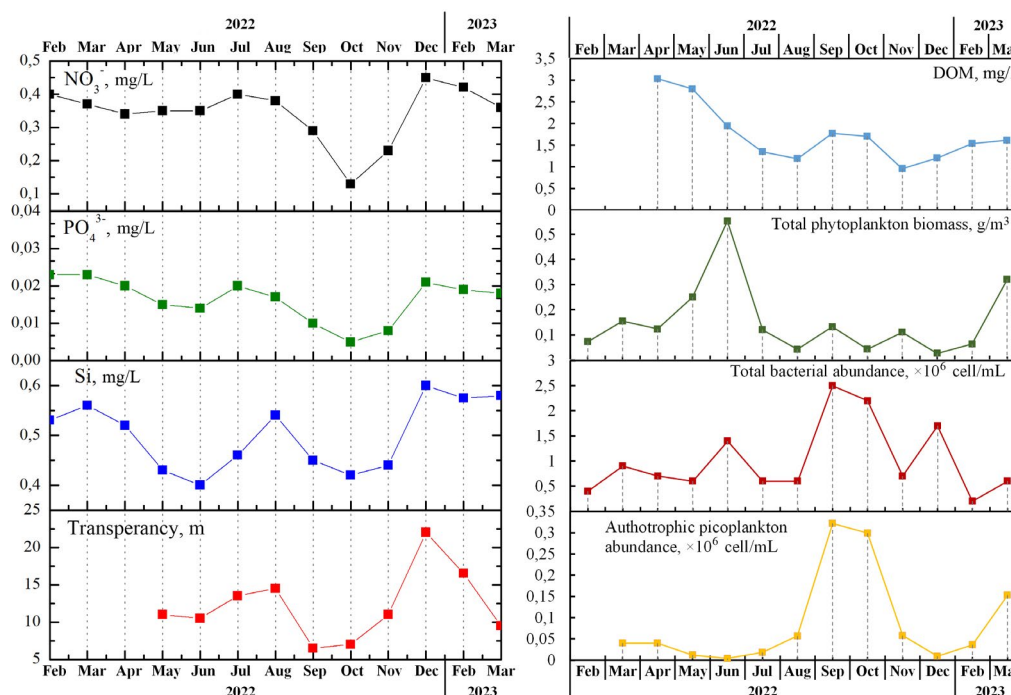
#### 3.1. Physicochemical parameters and estimates of quantitative indicators of phytoplankton, bacterioplankton and autotrophic picoplankton

Water temperature changed throughout the study period with minimum values in March and April – 0.1 °C and with maximum values in July – 6.7 °C (Table S1). DO concentration was maximum in December and February 2023, and its minimum was in October. Water transparency varied with a minimum in September–October (6.5–7 m) and with a maximum in December (22 m) (Fig. 1). Concentrations of Si, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> and TP had a similar dynamic with maximum values in March, July, and December, and minimum values in May–June and October (Fig. 1, Table S1). The maximum concentration of NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>2</sub><sup>-</sup> was revealed only in October (Table S1).

During the under-ice period of 2022, the abundance and biomass were the highest in March and amounted to 88.2 × 10<sup>3</sup> cells/L and 0.16 g/m<sup>3</sup> (Fig. 1, Table S1) in the photic layer (0–25 m). In previous studied years the biomass varied from 0.54 to 0.57 g/m<sup>3</sup> (Straškrábová et al., 2005; Bondarenko et al., 2019; Mikhailov et al., 2022), and it was March when phytoplankton development peaked. In 2022, the maximum of phytoplankton abundance and biomass was recorded in June and was 216.07 × 10<sup>3</sup> cells/L and 0.55 g/m<sup>3</sup> (Fig. 1, Table S1). TPA and TPB decreased in July and August, then increased again in September (112.72 × 10<sup>3</sup> cells/L and 0.13 g/m<sup>3</sup>). The lowest values of abundance and biomass were observed in December and amounted to 12.66 × 10<sup>3</sup> cells/L and 0.03 g/m<sup>3</sup>. In March 2023, the high abundance and biomass values of 269.45 × 10<sup>3</sup> cells/L and 0.32 g/m<sup>3</sup>

were observed (Fig. 1). The ice-cover in 2023 occurred earlier in the first half of January (<http://sputnik.irk.ru/>), which could affect phytoplankton development. In 2022, according to the biomass data, the maximum phytoplankton productivity (71%) was in spring period, it decreased to 10–11% in summer and autumn, and the minimum productivity was 8% in winter period. These results confirm earlier data on spring maximum of phytoplankton productivity (Antipova, 1963; Popovskaya, 1977; Popovskaya, 2000) and testify to the stability of the seasonal functioning of the primary producers of the lake.

Bacterioplankton and autotrophic picoplankton also changed seasonally. In February 2022, the value of 0.4 × 10<sup>6</sup> cells/mL was minimum (Fig. 1, Table S1). In June TBA increased, in July–August it decreased again. The maximum of TBA was observed in September–October (2.2–2.5) × 10<sup>6</sup> cells/mL (Fig. 1, Table S1). When comparing the data of TBA with previous years (Straškrábová et al., 2005; Mikhailov et al., 2022), it is seen that the seasonal dynamics of bacterioplankton in 2022 follows annual trends and is correlated with both phytoplankton development and the concentration of organic matter (Fig. 1). Decrease of TBA during summer and in November may be a result of an increase in the abundance of cryptophytes in this period (Fig. 2). It has been previously shown that representatives of Cryptophyta are the main consumers of bacteria in the summer plankton of a freshwater reservoir and may play a key role in the transfer of carbon from prokaryotes to the higher trophic levels (Grujic et al., 2018). The increase of TBA in December is probably associated with an increase in phosphate and nitrate concentrations (Thingstad et al., 2005), as well as with the inflow of organic matter formed after phytoplankton development (Shimaraev et al., 2000; Bondarenko



**Fig.1.** Annual changes in biogenic elements (Si, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>), transparency and quantitative indicators of phyto-, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the photic layer (0–25 m) in 2022 – early 2023 at the station 2.5 km from the Bolshiye Koty settlement.

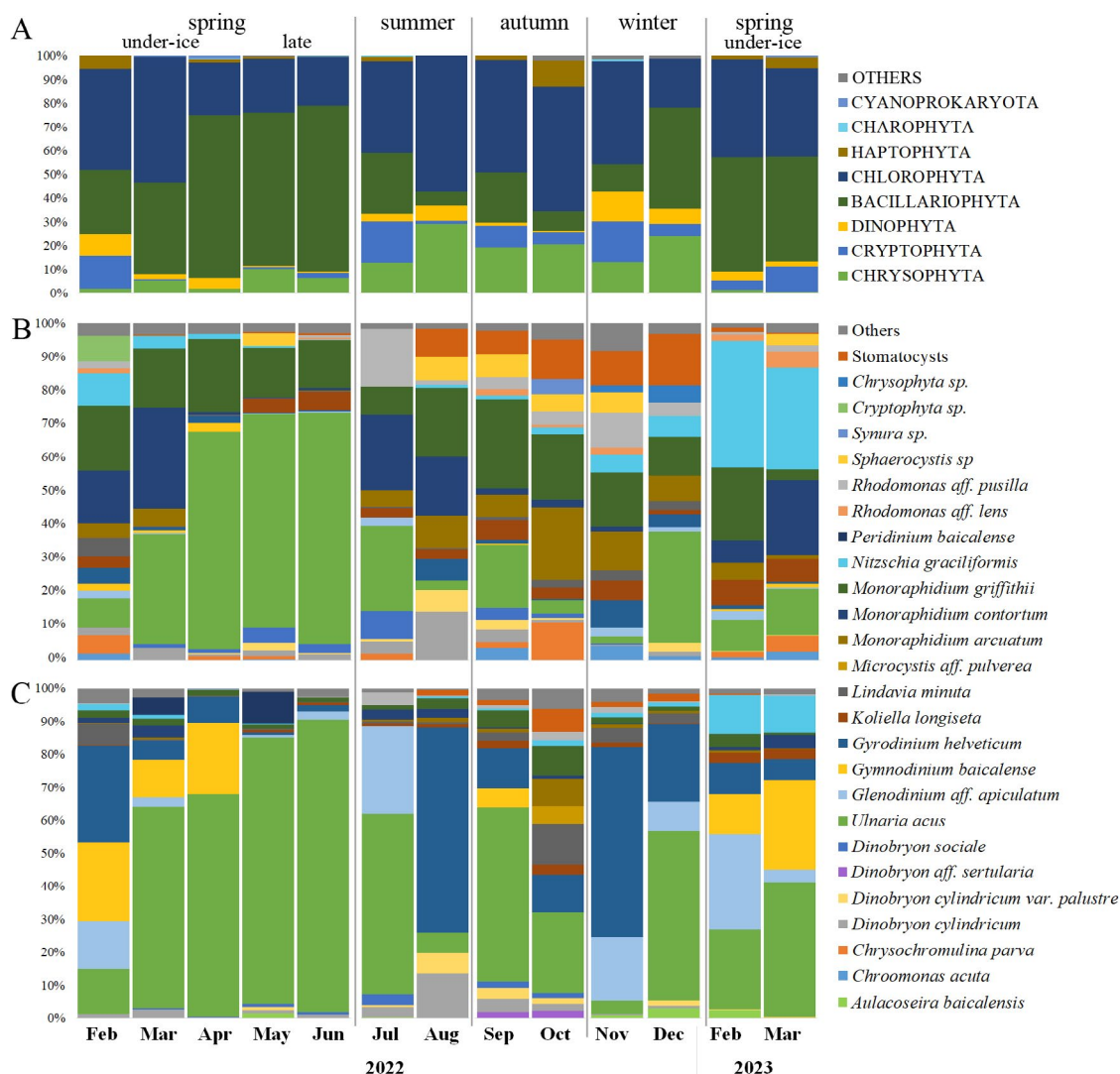
et al., 2022). The peak of autotrophic picoplankton abundance also corresponded to September-October ( $0.29-0.32 \times 10^6$  cells/mL (Fig. 1). The abundance maximum of autotrophic picoplankton in 2022 was later compared to the data of previous years, when the peak occurred in August-September (Belykh and Sorokovikova, 2003; Popovskaya and Belykh, 2003).

When comparing data on phytoplankton biomass, bacterioplankton abundance, autotrophic picoplankton and physicochemical parameters in 2022, we can distinguish five periods of community development. The first period is under-ice, it is early spring (February-March-April), it was characterized by high content of biogenic substances and phytoplankton growth. The second period is late spring (May-June), it was characterized by maximum phytoplankton biomass, increasing of bacterioplankton abundance, and minimum silicon concentration. Third period is summer (July-August) with low abundance of phytoplankton, bacterioplankton, autotrophic picoplankton and increased concentration of biogens. The fourth period is autumn (September-October), it was characterized by autotrophic picoplankton dominance, low phytoplankton biomass, decrease in nitrogen and

phosphorus concentrations to minimum values and decrease of water transparency. And the fifth period is winter (November-December) with low phytoplankton biomass and increased content of biogenic substances.

### 3.2. Taxonomic composition of phytoplankton

Seasonal dynamics of phytoplankton undergoes significant changes from year to year, both in terms of quantitative indicators and species composition (Straškrábová et al., 2005; Izmet'eva et al., 2006; Pomazkina et al., 2010; Popovskaya et al., 2015). In 2022, Chlorophyta was the most represented group in phytoplankton of the monitoring station (Fig. 2A). Bacillariophyta dominated in spring and winter seasons. The percentage of Chrysophyta increased in summer, autumn, and winter. Dinophyta, whose representatives dominated often in the under-ice plankton (Antipova and Kozhov, 1953; Popovskaya, 1977; Pomazkina et al., 2010), was less than 10%. The small percentage of Dinophyta in the photic layer (0–25 m) during the ice period of 2022 is most likely due to the fact that they are usually concentrated in the water layer directly under the ice (Bashenkhaeva et al., 2017; Bondarenko



**Fig.2.** Percentage of phytoplankton species in the photic layer (0–25 m) in 2022 – early 2023 at the station 2.5 km from the Bolshiye Koty settlement. Ratio of abundance by division (A), abundance by species (B), and biomass by species (C).

et al., 2022; Bashenkhaeva et al., 2023), and have not yet moved into the water column.

Green algae *Monoraphidium griffithii* (Berkeley) Komárková-Legnerová and *M. contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová in under-ice period (February) was dominant by abundance (Fig. 2B, Table S2). Diatom algae *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal and *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot & Simonsen accounted for a significant percentage. The largest dinoflagellates: *Gyrodinium helveticum* (Penard) Y. Takano & T. Horiguchi and *Gymnodinium baicalense* N. L. Antipova dominated by biomass (Fig. 2C). Since March, the percentage of diatom *U. acus* increased in phytoplankton, it dominated both in abundance and biomass with a maximum in June. The spring period is one of the main periods in the functioning of Lake Baikal, when there is a mass development of diatom algae, which create the basis for the annual primary production of the lake (Popovskaya, 1987). In recent years, diatoms *U. acus* dominate in the spring phytoplankton instead of the typical Baikal cold-loving species *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen and *Stephanodiscus meyeri* Genkal et Popovskaya (Popovskaya et al., 2015; Bondarenko et al., 2019; Mikhailov et al., 2022). In July, *U. acus* and *M. contortum* accounted for an equal share of the community. The abundance of mobile cryptophytes *Rhodomonas aff. pusilla* (Bachmann) Javornický and *Chroomonas acuta* Utermöhl has increased. The increase of their percentage in the community in summer is most likely due to the income of DOM after the mass vegetation of phytoplankton in June. Earlier it was shown that DOM is formed by the functional activity of phytoplankton, as well as by its decomposition, and is the main factor stimulating the growth of flagellates (Bondarenko et al., 2022). In late summer (August) and autumn green algae of the genus *Monoraphidium* dominated in phytoplankton, the percentage of stomatocysts of Chrysophyta and small green algae *Sphaerocystis* sp. Stomatocysts are characterized by their maximum abundance in the summer-autumn period (August-October) after the spring development of Chrysophyta (Firsova et al., 2008). Diatoms *Lindavia minuta* (Skvortzov) T. Nakov (= *Cyclotella minuta* (Skvortzov) Antipova) with the maximum development in autumn period (Mackay et al., 2005; Izmet'seva et al., 2006; Pomazkina et al., 2010) were also noted as part of the spring phytoplankton in 2022. In December, during the winter minimum of total abundance, *U. acus* dominated again in phytoplankton with a significant percentage of stomatocysts, green algae, and *Rhodomonas aff. pusilla*. The winter increasing of cryptophytes may be related to an increase in the light of the upper layers. It was previously shown that due to the presence of photoprotective carotenoids, cryptophytes were able to grow successfully under high light conditions in the surface layers (Mendes et al., 2018). Along with the above-described species, an increase in the abundance of *N. graciliformis* was noted in this period, with a subsequent maximum in the ice period of 2023 (Fig.2).

### 3.3. Analysis of the relationship between phytoplankton, bacterioplankton and autotrophic picoplankton with physico-chemical parameters

Correlation analysis of the relationship between physicochemical and biological parameters showed that the abundance and biomass of phytoplankton correlated negatively only with Si (Fig. 3). Transparency correlated negatively with the abundance of autotrophic picoplankton, while picoplankton correlated positively with suspended organic matter and correlated negatively with  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{PO}_4^{3-}$ . These data are comparable with earlier studies of picoplankton in Baikal, which describe the ability of picoplankton to develop at concentrations of nitrogen and phosphorus close to the analytical limits of detection that enable them to maintain the primary production of the lake in the summer, when after the mass spring development of large forms of phytoplankton, the concentration of biogenic elements decreases (Popovskaya, 1968; Popovskaya, 2000). Previously, the analysis of long-term phytoplankton data showed an inverse relationship between picoplankton and large phytoplankton (both seasonally and annually) (Popovskaya, 2000).

### 3.4. Comparative analysis of species composition and alpha diversity of phytoplankton

The ordination of communities by the abundance of microalgae species using PCoA showed that the communities form three groups (Fig. 4). The first group is under-ice (Feb-Mar23); the second group is late-spring (Apr-May-Jun); and the third group is summer-autumn-winter (Aug-Sen-Oct-Nov-Dec) (Fig. 4). July and March of 2022 were not grouped with anyone. Analysis of the alpha diversity of communities showed

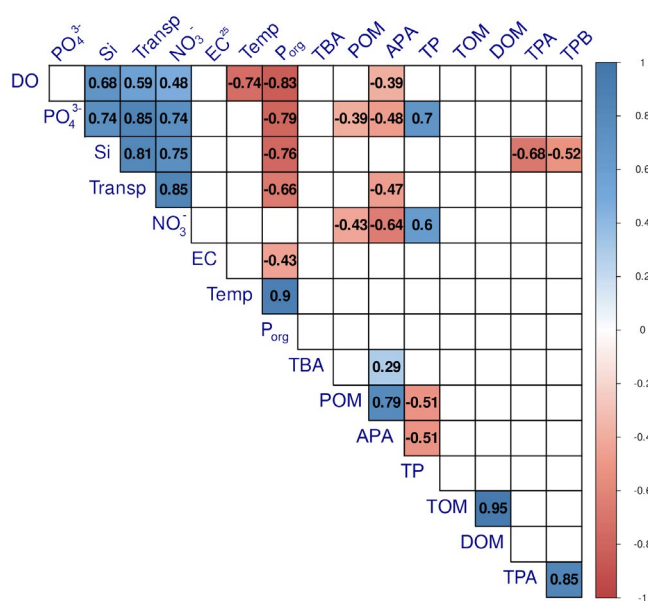


Fig.3. Correlation analysis of physicochemical factors and biological parameters. Only correlations with p-value < 0.05 are shown. TBA – the total bacterial abundance, TPA – the total phytoplankton abundance, TPB – the total phytoplankton biomass.

that the most diverse were the under-ice and summer-autumn-winter groups (Fig. 5) compared to the late-spring group. The Tukey test demonstrated that the late-spring group was more different from the others (Fig. 5). The decrease in species diversity in spring during the peak of phytoplankton development is associated with the dominance in the community of one diatom species *U. acus*. It was revealed that the evenness and diversity of phytoplankton decrease when some species outgrow their competitors by increasing their abundance (Hillebrand, Sommer, 2000). The dominance of one species in spring, but not the complete exclusion of small species from the structure of phytoplankton and their development in subsequent seasons, confirms that most species are always present in the community in varying proportions and when environmental conditions change, the structure of the community also changes (Nolte et al., 2010).

### Conclusion

Seasonal changes of phytoplankton occurs depending on physicochemical factors and biology of species. The maximum phytoplankton productivity was 71% in spring, decreased to 10–11% in summer and reached minimum values of 8% in December. The dynamics of abundance and biomass of phytoplankton, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in 2022 was similar to previous years with little changes. The maximum abundance of autotrophic picoplankton in 2022 was observed in September-October and was shifted by a month compared to data of previous years, when the peak was in August-September. Five biological periods were identified when comparing the quantitative indicators of phytoplankton, bacterioplankton, autotrophic picoplankton, and physicochemical parameters of the environment. According to the species diversity of phytoplankton, a division into three groups is revealed. This result suggests that quantitative indicators are a more dynamic and sensitive characteristic of the community than its structural rearrangements. The obtained data also demonstrate the importance of seasonal study of communities for understanding changes in the ecosystem.

### Acknowledgments

The authors are grateful to I.S. Mikhailov, M.S. Yakhnenko, I.N. Smolin for their help in sample selection; to N.A. Bondarenko for valuable comments and suggestions. The research is carried out at the expense of a grant of the Russian Science Foundation № 21-74-00147, <https://rscf.ru/project/21-74-00147/>. Microscopic analysis was carried out at the Electron Microscopy Collaboration Center “Electronic Microscopy” (<http://www.lin.irk.ru/copp>) Collective Instrumental Center – Ultramicroanalysis.

### Conflicts of Interest

The authors declare no conflicts of interest.

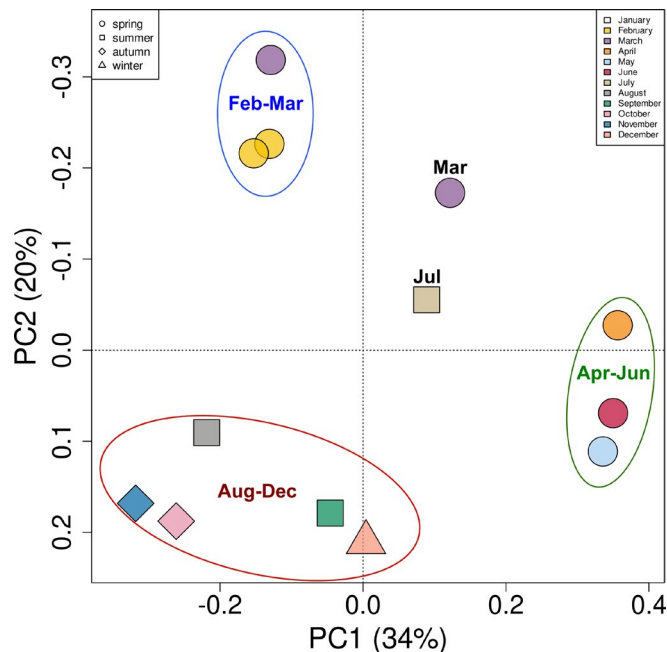


Fig.4. Comparative analysis of phytoplankton species composition by seasons. The PCoA based on the Hellinger distance measure.

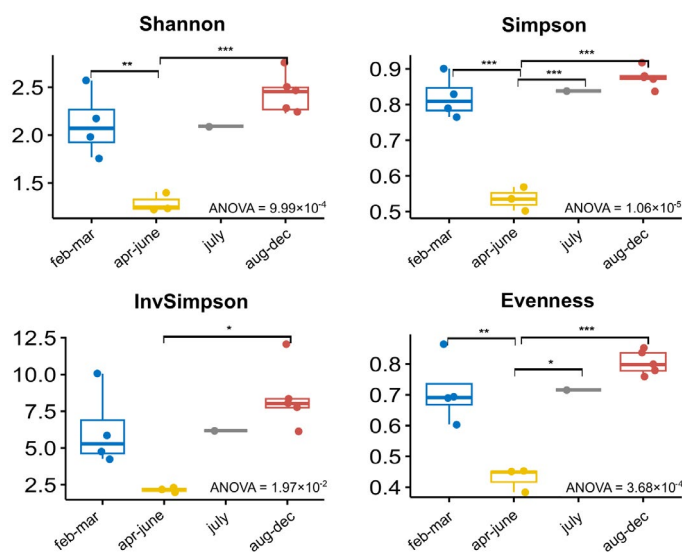


Fig.5. Phytoplankton alpha diversity. ANOVA test to compare phytoplankton by season. Tukey test significance code: \*\*\* ≤ 0.001; 0.001 ≤ \*\* ≤ 0.01; 0.01 ≤ \* ≤ 0.05.

### References

Ahn T., Hong S., Kim D. et al. 1999. The bacterial community of Southern Lake Baikal in winter. *Journal of Microbiology* 37(1): 10-13.

Anneville O., Souissi S., Gammeter S. et al. 2004. Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. *Freshwater Biology* 49(1): 98-115. DOI: [10.1046/j.1365-2426.2003.01167.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2426.2003.01167.x)

Antipova N.L. 1963. Seasonal and annual fluctuations of the Phytoplankton in Lake Baikal. *Trudy limnologicheskogo instituta SO AN SSSR [Proceedings of Limnological Institute of the Academy of Sciences of the USSR]* 2: 12-28. (in Russian)

- Antipova, N.L. 1974. Interannual changes in phytoplankton of Lake Baikal in the area of Bolshie Koty during the period of 1960-1970. In: Baikal productivity and anthropogenic changes in its nature. Irkutsk: Publishing house of Irkutsk State University. pp. 75-84. (in Russian)
- Bashenkhaeva M.V., Yeletskaia Y.V., Tomberg I.V. et al. 2023. Free-Living and particle-associated microbial communities of Lake Baikal differ by season and nutrient intake. *Diversity* 15(4): 572. DOI: [10.3390/d15040572](https://doi.org/10.3390/d15040572)
- Bashenkhaeva M.V., Zakharova Yu.R., Galachyants Yu.P. et al. 2017. Bacterial communities during mass under-ice development of dinoflagellates in Lake Baikal. *Microbiology* 86(4): 510-519. DOI: [10.7868/S0026365617040036](https://doi.org/10.7868/S0026365617040036)
- Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A. et al. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444: 752-755. DOI: [10.1038/nature05317](https://doi.org/10.1038/nature05317)
- Belykh O.I., Sorokovikova E.G. 2003. Autotrophic picoplankton in Lake Baikal: Abundance, dynamics, and distribution. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 6(3): 251-261. DOI: [10.1080/14634980301489](https://doi.org/10.1080/14634980301489)
- Belykh O.I., Sorokovikova E.G., Saphonova T.A. et al. 2006. Autotrophic picoplankton of Lake Baikal: composition, abundance and structure. *Hydrobiologia* 568(1): 9-17. DOI: [10.1007/s10750-006-0340-8](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0340-8)
- Bondarenko N.A. 2022. Spatial and Temporal Analysis of Nanoplanktonic Dinoflagellate Development in Lake Baikal. *Inland Water Biology* 15: 262-270. DOI: [10.1134/S1995082922030026](https://doi.org/10.1134/S1995082922030026)
- Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkina L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia. *Limnologica* 75: 19-29. DOI: [10.1016/j.limno.2019.01.002](https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.01.002)
- Bondarenko N.A., Rusanov I.I., Chernitsyna S.M. et al. 2022. Structure and productive potential of summer phytoplankton of Lake Baikal in the present time. *Water resources*. 49(1): 66-76. DOI: [10.31857/S0321059622010059](https://doi.org/10.31857/S0321059622010059)
- Cloern J.E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics* 34(2): 127-168. DOI: [10.1029/96rg00986](https://doi.org/10.1029/96rg00986)
- Ducklow H.W. 1993. Bacterioplankton distribution and production in the northwestern Indian Ocean and gulf of Oman, September 1986. *Deep-Sea Research* 40: 753-771. DOI: [10.1016/0967-0645\(93\)90056-S](https://doi.org/10.1016/0967-0645(93)90056-S)
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T. et al. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-242. DOI: [10.1126/science.281.5374.237](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237)
- Firsova A.D., Kuzmina A.E., Tomberg I.V. et al. 2008. Seasonal dynamics of stomatocyst formation by chrysophytic algae in the plankton of Southern Baikal. *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya* [Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences] 5: 589-596. (in Russian)
- Fuhrman J.A., Azam F. 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. *Applied and Environmental Microbiology* 39(6): 1085-1095. DOI: [10.1128/aem.39.6.1085-1095.1980](https://doi.org/10.1128/aem.39.6.1085-1095.1980)
- Fukami K., Muriyuki N., Morio Y. et al. 1996. Distribution of heterotrophic nanoflagellates and their importance as the bacterial consumer in an eutrophic coastal seawater. *Journal of Oceanography* 52: 399-407.
- Gasiūnaitė Z.R., Cardoso A.C., Heiskanen A.S. et al. 2005. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea: influence of salinity and eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65(1-2): 239-252. DOI: [10.1016/j.ecss.2005.05.018](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.05.018)
- Gerhardt P., Costilow R.N., Krieg N.R. et al. 1981. Manual of methods for general bacteriology. Washington: American Society for Microbiology.
- GOST 33045-2014. National Standard. 2019. Water. Methods for the Determination of Nitrogen-Containing Substances. Moscow: Standartinform. (In Russian)
- Grujčić V., Nuy J.K., Salcher M.M. et al. 2018. Cryptophyta as major bacterivores in freshwater summer plankton. *The ISME journal* 12(7): 1668-1681. DOI: [10.1038/s41396-018-0057-5](https://doi.org/10.1038/s41396-018-0057-5)
- Häder D.P., Kumar H.D., Smith R.C. et al. 1998. Effects on aquatic ecosystems. *Journal of Photochemistry and photobiology B: Systems* 46(1): 53-68. DOI: [10.1016/S1011-1344\(98\)00185-7](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(98)00185-7)
- Hampton S.E., Izmet'eva 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 Biology* 14: 1947-1958. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x)
- Harrell Jr F.E. 2022. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 4.7-1. <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>
- Hillebrand H., Sommer U. 2000. Diversity of benthic microalgae in response to colonization time and eutrophication. *Aquatic Botany* 67(3): 221-236. DOI: [10.1016/S0304-3770\(00\)00088-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(00)00088-7)
- ISO 15705:2002. 2002. Water quality – Determination of the chemical oxygen demand index (ST-COD) – Small-scale sealed-tube method. International Standard ISO: Geneva, Switzerland.
- ISO 6878:2004. 2004. Water quality – Determination of phosphorus. – Ammonium molybdate spectrometric method. International Standard ISO: Geneva, Switzerland.
- Izmet'eva L.A., Shimaraeva S.V. 2012. Long-term dynamics of *Aulacoseira* diatom algae abundance in Baikal. *Nauchno-prakticheskiy zhurnal Vestnik IGSA* [Scientific and practical journal Vestnik of ISAA] 48: 73-80. (in Russian)
- Izmet'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. 2006. Seasonal dynamics of common phytoplankton in Lake Baikal. In: *Proceedings of Samara RAS (Russian Academy of Sciences) Scientific Centre* 8(3): pp. 191-196.
- Kozhov M.M. 1962. *Biology of Lake Baikal*. Moscow: Izd-vo AN SSSR. (in Russian)
- Kozhova O.M., Izmet'eva L.R. 1998. *Lake Baikal: evolution and biodiversity*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Kuzmin G.V. 1975. *Techniques for studying biogeocenoses of inland water bodies*. Moscow: Nauka.
- Levasseur M., Therriault J.-C., Legendre, L. 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Marine Ecology Progress Series* 19: 211-222.
- Mackay A.W., Ryves D.B., Battarbee R.W., et al. 2005. 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* 46(1-4): 281-297. DOI: [10.1016/j.gloplacha.2004.09.021](https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2004.09.021)
- Makarova I.V., Pichkily L.O. 1970. To some problems on techniques of phytoplankton biomass estimation. *Botanicheskij zhurnal* [Botanic Journal] 55(10): 1488-1494.
- Maksimova E.A. 1973. Annual dynamics of vertical distribution of abundance of heterotrophic bacteria in Southern Baikal. *Mikrobiologiya* [Microbiology] 8: 530-536. (in Russian)
- Maksimova E.A. 1976. Bacterioplankton production in the pelagic zone of Southern Baikal in an annual cycle. *Mikrobiologiya* [Microbiology] 45: 161-165. (in Russian)
- Maksimova E.A., Maksimov V.N. 1989. *Microbiology of Baikal waters*. Irkutsk: Irkutsk State University. (in Russian)

- Mendes C.R., Tavano B., Dotto V.M. et al. 2018. New insights on the dominance of cryptophytes in Antarctic coastal waters: a case study in Gerlache Strait. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 149: 161-170. DOI: [10.1016/j.dsr2.2017.02.010](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.02.010)
- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal Succession and Coherence Among Bacteria and Microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84: 404-422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Mokriy A.V. 2011. Structural organization and dynamics of the pelagic phytoplankton community of Southern Baikal. Ph.D. Thesis, Irkutsk State University, Russia.
- Nagata T., Takai K., Kawanobe K. et al. 1994. Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer. *J. Plankton Research* 16(8): 945-959. DOI: [10.1093/plankt/16.8.945](https://doi.org/10.1093/plankt/16.8.945)
- Nolte V., Pandey R. V., Jost S. 2010. Contrasting seasonal niche separation between rare and abundant taxa conceals the extent of protist diversity. *Molecular ecology* 19(14): 2908-2915. DOI: [10.1111/j.1365-294X.2010.04669.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04669.x)
- Parfenova V.V., Shimaraev M.N., Kostornova T.Ya. et al. 2000. On the vertical distribution of microorganisms in Lake Baikal during spring deep-water renewal. *Microbiology* 69: 357-363.
- Pilkaitytė R., Razinkovas A. 2007. Seasonal changes in phytoplankton composition and nutrient limitation in a shallow Baltic lagoon. *Boreal Environment Research* 12(5): 551-559.
- Pinckney J.L., Paerl H.W., Harrington M.B. et al. 1998. Annual cycles of phytoplankton community-structure and bloom dynamics in the Neuse River Estuary, North Carolina. *Marine biology* 131: 371-381. DOI: [10.1007/s002270050330](https://doi.org/10.1007/s002270050330)
- Pomazkina G.V., Belykh O.I., Domyshva V.M. et al. 2010. Structure and dynamics of phytoplankton in Southern Baikal (Russia). *International Journal on Algae* 12(1). 20(1): 64-79. DOI: [10.1615/InterJAlgae.v12.i1.50](https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v12.i1.50)
- Popovskaya G. I. 1977. Dynamics of phytoplankton in the pelagic zone (1964-1974). In: Galazy G.I. (Ed.). *Biological productivity of the Baikal pelagic zone and its variability. Trudy limnologicheskogo instituta AN SSSR [Proceedings of Limnological Institute of the Academy of Sciences of the USSR]* 19: 5-39. (in Russian)
- Popovskaya G. I. 1987. Phytoplankton of the deepest lake in the world. In: *Marine and freshwater plankton. Proceedings of ZIN AS USSR. Leningrad*, pp. 107-116. (in Russian)
- Popovskaya G.I. 1968. A new species of the genus *Synechocystis* Sauv. in the plankton of Lake Baikal. *Novosti sistematiki nizshih rastenij [News in the systematics of inferior plants]* 5: 3-5. (in Russian)
- Popovskaya G.I. 2000. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 3: 215-225. DOI: [10.1016/S1463-4988\(00\)00021-X](https://doi.org/10.1016/S1463-4988(00)00021-X)
- Popovskaya G.I., Belykh O.I. 2003. Stages of study of autotrophic picoplankton of Lake Baikal. *Gidrobiologicheskij zhurnal [Hydrobiological journal]* 39(6): 12-24. (in Russian)
- Popovskaya G.I., Usoltseva M.V., Domyshva V.M. et al. 2015. Spring phytoplankton in the pelagic zone of Lake Baikal according to the data of Circum-Baikal expeditions of 2007-2011. *Geografiya i prirodnyye resursy [Geography and natural resources]* 3: 74-84. (in Russian)
- RD 52.24.532-2016. Guidance document. Mass concentration of total nitrogen in waters. Svyatenko G.S., Pavlov B.K., Peshkova E.V. 2002. Seasonal changes in phytoplankton in Southern Baikal in 1989-1991. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal [Siberian ecological magazine]* 9(4): 491-498. (in Russian)
- Shimarev M.N., Parfenova V.V., Kostornova T.Ya. et al. 2000. Exchange processes and distribution of microorganisms in the deep zone of Lake Baikal. *Doklady RAN [Papers of RAS]* 372(1): 138-141. (in Russian)
- Straškrábová V., Izmesťyeva L.R., Maksimova E.A. et al. 2005. Primary production and microbial activity in the euphotic zone of Lake Baikal (Southern Basin) during late winter. *Global and Planetary Change* 46: 57-73. DOI: [10.1016/j.gloplacha.2004.11.006](https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2004.11.006)
- Thingstad T.F., Krom M.D., Mantoura R.F.C. et al. 2005. Nature of phosphorus limitation in the ultraoligotrophic eastern Mediterranean. *Science* 309(5737): 1068-1071. DOI: [10.1126/science.1112632](https://doi.org/10.1126/science.1112632)
- Votintsev K.K., Mescheryakova A.I., Popovskaya G.I. 1975. The cycle of organic matter in Lake Baikal. *Novosibirsk: Nauka*. (in Russian)
- Wei T., Simko V. 2021. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). Available from <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wetzel R.G., Likens G.E. 1991. *Limnological analyses*. New York: Springer-Verlag. DOI: [10.1007/978-1-4757-4098-1](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4098-1)
- Wetzel R.G., Likens G.E. 2000. Composition and biomass of phytoplankton. In: *Limnological analyses*. New York: Springer Verlag. pp. 147-174. DOI: [10.1007/978-1-4757-3250-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3250-4_10)
- Winder M., Sommer U. 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5-16. DOI: [10.1007/s10750-012-1149-2](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2)
- Yasnitskiy V.N. 1923. Materials to knowledge of the Lake Baikal plankton. *Trudy Irkutskogo obshchestva estestvoispytateley [Proceedings of Irkutsk Society of Naturalists]* 1: 31-74. (in Russian)
- Yasnitskiy V.N. 1930. Observation results of the Baikal plankton in the area of Biological Station in 1926-28. *Izvestiya Biologo-geograficheskogo NII pri IGU [Proceedings of the Biological and Geographical Research Institute at ISU]* 4: 191-234. (in Russian)



# Сезонные изменения фито-, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в фотическом слое озера Байкал

Башенхаева М.В.\*, Титова Л.А., Марцинечко А.С.,  
Сакирко М.В., Галачьянц Ю.П.

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, 664033 Иркутск, Россия

**АННОТАЦИЯ.** В данном исследовании мы проследили сезонные изменения в составе фитопланктона, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в фотическом слое озера Байкал наряду с основными физическими и химическими параметрами среды. Методами микроскопии было идентифицировано 43 вида, принадлежащих к Bacillariophyta, Dinophyta, Chlorophyta, Chrysophyta, Cryptophyta, Naptophyta, Charophyta и Cyanoprokaryota. Bacillariophyta и Chlorophyta доминировали в течение всего года. Индексы разнообразия Шеннона, Симпсона, обратный индекс Симпсона и индекс ровности показали, что сообщества микроводорослей различаются по сезонам. Причем эти показатели поздней весной были значительно ниже, чем в подледный период, летом и осенью, что связано с доминированием в сообществе одного вида – *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal. Численность и биомасса фитопланктона также существенно варьировала в зависимости от сезона. Было выделено пять различных периодов развития фитопланктона, которые регулировались физико-химическими факторами.

**Ключевые слова:** фитопланктон, бактерии, цианобактерии, разнообразие, сезонная динамика, физико-химические параметры

## 1. Введение

Фитопланктон является основным компонентом в создании органического вещества для водных экосистем, обеспечивая около 50% глобальной первичной продукции (Field et al., 1998). Учитывая важную роль фитопланктона, сезонные изменения в его структуре оказывают влияние на весь биогеохимический круговорот в водоемах (Cloern, 1996; Behrenfeld et al., 2006). Механизмы сезонной сукцессии достаточно хорошо изучены как для пресных, так и для морских водоемов (Levasseur et al., 1984; Pinckney et al., 1998; Anneville et al., 2004; Gasiūnaitė et al., 2005; Pilkaitytė, Razinkovas, 2007). Показано, что изменения в структуре фитопланктона зависят от сезонных колебаний физических факторов окружающей среды, концентраций питательных веществ и от поедания его зоопланктоном (Winder, Sommer, 2012). Кроме того, с развитием фитопланктона тесно связано развитие бактериальной составляющей водоемов. Бактериопланктон является основным компонентом микробной

пищевой петли и обеспечивает трофическую связь с высшими организмами (Fuhrman, Azam, 1980). Гетеротрофные бактерии минерализуют органическое вещество, синтезируемое продуцентами, или разлагают твердые частицы (Ducklow, 1993). Часть бактериопланктона, а именно цианобактерии, является автотрофной и получает энергию в результате фотосинтеза (Fukami et al., 1996). Показано, что бактериопланктон играет центральную роль в потоке углерода в водных экосистемах, а также в фиксации азота, нитрификации, денитрификации и метаногенезе (Häder et al., 1998).

В пресноводном олиготрофном озере Байкал первые систематические исследования фитопланктона начались 100 лет назад и проводятся по настоящее время (Яснитский, 1923, 1930; Антипова, 1963; Антипова, 1974; Kozhova, Izmet'eva, 1998; Поповская, 1977; Святенко и др., 2002; Hampton et al., 2008; Мокрый, 2011; Измest'ева, Шимараева, 2012; Поповская и др., 2015; Bondarenko et al., 2019). Фитопланктон характеризуется неоднородным пространственным

\*Corresponding author.

E-mail address: [maria.bashenkhayeva@gmail.com](mailto:maria.bashenkhayeva@gmail.com) (М.В. Башенхаева)

Поступила: 02 апреля 2023; Принята: 18 апреля 2023;  
Опубликована online: 26 апреля 2023

©Автор(ы)2023.Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



распределением по всей акватории озера и резкими межгодовыми и сезонными колебаниями численности и биомассы (Кожов, 1962; Вотинцев и др., 1975; Поповская, 1977; Popovskaya, 2000). Исследования бактериопланктона, его вертикального и горизонтального распределения, а также сезонных изменений систематически проводят на протяжении нескольких десятилетий (Максимова, 1973, 1976; Максимова и Максимов, 1989; Ahn et al., 1999; Парфенова и др., 2000; Straškrábová et al., 2005). Автотрофный пикопланктон является важной составляющей экосистемы озера (Поповская, 1968; Поповская, Белых, 2003; Belykh, Sorokovikova, 2003; Belykh et al., 2006), в летние месяцы он способен образовывать от 60 до 90% первичной продукции (Nagata et al., 1994). Изучение сезонной динамики биологических показателей (численность и биомасса микроводорослей, бактерий и автотрофного пикопланктона) совместно с параметрами окружающей среды важна для понимания современного состояния экосистемы озера.

В данной работе мы приводим результаты годовой динамики численности, биомассы и видового состава фитопланктона, а также численности бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в фотическом слое озера Байкал в 2022 – начало 2023 г. совместно с физико-химическими параметрами среды.

## 2. Материалы и методы

Пробы воды отбирали ежемесячно в течение года с февраля 2022 г. по март 2023 г. в южной котловине оз. Байкал на расстоянии 2,5 км от пос. Большие Коты (51°53'8" с.ш., 105°05'36" в.д.). Пробы были отобраны батометром Нискина из слоев 0, 5, 10, 15, 20 и 25 м и объединены в одну интегральную пробу. Измерения температуры проводили портативным датчиком, прозрачность мерили белым диском Секки. Растворенный кислород (DO) определяли методом Винклера (Wetzel, Likens, 1991), pH – потенциометрическим методом на pH-метре «Эксперт-pH» (Россия), удельную электрическую проводимость ( $EC^{25}$ ) – на переносном кондуктометрическом анализаторе жидкости «Эксперт-002» (Россия). Минеральные формы биогенных элементов определяли после фильтрования с использованием мембранных ацетат целлюлозных фильтров с размером пор 0,45 мкм (Владисарт, Россия). Содержание биогенных элементов определяли на спектрофотометре ПЭ-5400ВИ (Россия): нитраты ( $NO_3^-$ ) (ГОСТ 33045–2014) измеряли с применением салицилового натрия, нитриты ( $NO_2^-$ ) (ГОСТ 33045–2014) с использованием реактива Грисса, ионы аммония ( $NH_4^+$ ) в виде индофенолового синего, кремний (Si) в виде кремнемолибденовой гетерополиоксидной кислоты (Wetzel, Likens, 1991), фосфаты ( $PO_4^{3-}$ ) в виде фосфорно-молибденового комплекса (ISO 6878:2004). Измерение содержания общего фосфора

(TP) и азота (TN) выполнено в нефилтрованной воде. TP определяли в виде фосфорно-молибденового комплекса после окисления персульфатом калия в кислой среде, TN после окисления персульфатом калия при нагревании в щелочной среде до нитратов с последующим спектрофотометрическим определением их собственного поглощения в ультрафиолетовой области спектра (РД 52.24.532-2016). Для определения химического потребления кислорода (ХПК) использовали фотометрический метод, основанный на окислении органических и некоторых неорганических веществ бихроматионом в кислой среде при нагревании в присутствии катализатора сульфата серебра (ISO 15705:2002). Определение ХПК проводили как для фильтрованных проб, получая данные о содержании растворенных органических веществ (DOM), так и для нефилтрованных, определяя общее содержание органических веществ (ТОМ). Данные ХПК пересчитывали на органическое вещество. Вычитая из ТОМ DOM, получали взвешенное органическое вещество (РОМ).

Для количественного определения микроводорослей 1,2 л интегральной пробы фиксировали раствором Люголя. Фитопланктон подсчитывали с помощью светового микроскопа Axiostar Plus (Zeiss, Германия). Общую численность фитопланктона (ОЧФ) определяли по методу Кузьмина (Кузьмин, ул. 1975); общую биомассу фитопланктона (ОБФ) оценивали по методу Макаровой и Пичкилы (1970). Для видовой идентификации 20 мл пробы фильтровали через поликарбонатные фильтры 0,8 мкм (Whatman, США). Для обезживания пропускали через фильтр 20 мл 70% этанола. Фильтр высушивали при комнатной температуре, прикрепляли на столик для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и напыляли золотом в вакуумной установке SDC 004 (Balzers, Лихтенштейн). Образцы анализировали на QUANTA 200 SEM (FEI Company; Хиллсборо, США). Для оценки общей бактериальной численности (ОЧБ) образцы фиксировали 2,5% раствором глутарового альдегида и окрашивали 4,6-диамидино-2-фенилиндолом (DAPI), затем фильтровали через 0,22 мкм черные поликарбонатные фильтры в соответствии со стандартным протоколом (Wetzel and Likens, 2000). Образцы анализировали на инвертированном флуоресцентном микроскопе Axiovert 200 (Zeiss, Германия). Учеты проводили не менее чем в 20 полях микроскопа на образец. ОЧБ рассчитывали по формуле, описанной ранее (Gerhardt et al., 1981). Для учета общей численности автотрофного пикопланктона (ОЧАП) по 20 – 30 мл каждой пробы, фиксированной глутаровым альдегидом (конечная концентрация 2,5%), фильтровали через фильтр с диаметром пор 0,45 мкм («РЕАТРЕК-Фильтр», Россия), окрашенный суданом черным. Образцы анализировали с помощью микроскопа Axiovert 200 (Zeiss, Германия) с ртутной лампой НВО 100 Вт при увеличении  $\times 1000$  с иммерсионным маслом.

Автофлуоресценцию автотрофного пикопланктона наблюдали под зеленым фильтром (длина волны 530–585 нм); микрофотографии сделаны камерой Pixera Pengium 600CL (DiRactorTM) с использованием программы VideoTesT-Size 5.0.

Статистический анализ был выполнен в R. Для проверки корреляций между факторами окружающей среды и биологическими параметрами была рассчитана матрица парных коэффициентов ранговой корреляции Спирмена с использованием функции `corr` пакета R `Hmisc v.4.7-1` (Harrell Jr, 2022) с последующим вычислением *p*-значений с помощью функции `corr.mtest` пакета R `corrplot v.0.92` (Wei, Simko, 2021). Корреляционная матрица визуализировалась с помощью функции `corrplot` R-package `corrplot`. Для сравнения структуры сообществ методом PCoA данные численности видов микроводорослей преобразовали с использованием меры расстояния Хеллингера. Для оценки альфа-разнообразия фитопланктона были рассчитаны индексы Шеннона, Симпсона, обратный индекс Симпсона и индекс ровности. Односторонний ANOVA, статистические тесты Крускала-Уоллиса и Тест Тьюки HSD использовались для сравнения альфа-разнообразия сообществ по сезонам.

### 3. Результаты и обсуждение

#### 3.1. Физико-химические параметры и оценка количественных показателей фито-, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона

Температура воды изменялась на протяжении всего периода исследования с минимальными значениями подо льдом в марте и апреле – 0,1 °C и с максимумом в июле – 6,7 °C (Таблица S1).

Концентрация DO была максимальной в декабре 2022 и феврале 2023, и минимальная в октябре. Прозрачность воды варьировала с минимумом в сентябре-октябре (6,5–7 м) и максимумом в декабре (22 м) (Рис. 1). Концентрации Si, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> и TP имели сходную динамику, с максимальными значениями в марте, июле и декабре, и минимальными в мае-июне и октябре (Рис.1, Таблица S1). Максимальная концентрация NH<sub>4</sub><sup>+</sup> и NO<sub>2</sub><sup>-</sup> была обнаружена только в октябре (Таблица S1).

В 2022 году в фотическом слое (0–25 м) в подледный период численность и биомасса были наибольшие в марте и составили – 88,2 × 10<sup>3</sup> кл./л и 0,16 г/м<sup>3</sup> (Рис.1, Таблица S1). Подледный период 2022 г. не был столь продуктивным, как в предыдущие годы, когда биомасса варьировала от 0,54 до 0,57 г/м<sup>3</sup> (Straškrábová et al., 2005; Bondarenko et al., 2019; Mikhailov et al., 2022), и именно на март приходился пик развития фитопланктона. В 2022 г. максимум численности и биомассы фитопланктона был зафиксирован в июне и составил 216,07 × 10<sup>3</sup> кл./л и 0,55 г/м<sup>3</sup> (Рис.1, Таблица S1). В июле, августе количественные показатели микроводорослей снизились, затем снова возросли в сентябре (112,72 × 10<sup>3</sup> кл./л и 0,13 г/м<sup>3</sup>). Наименьшие численность и биомасса отмечены в декабре и составили 12,66 × 10<sup>3</sup> кл./л и 0,03 г/м<sup>3</sup>. В 2023 г. в марте отмечены высокие показатели численности и биомассы 269,45 × 10<sup>3</sup> кл./л и 0,32 г/м<sup>3</sup> (Рис.1). Ледостав в 2023 году наступил раньше, в первой половине января (<http://sputnik.irk.ru/>), что могло повлиять на развитие фитопланктона. В 2022 г. по данным биомассы на весенний период приходился максимум годовой продуктивности фитопланктона (71%), летом и осенью она снижалась до 10–11%, минимум продуктивности был в зимний период – 8%. Эти результаты подтверждают ранние

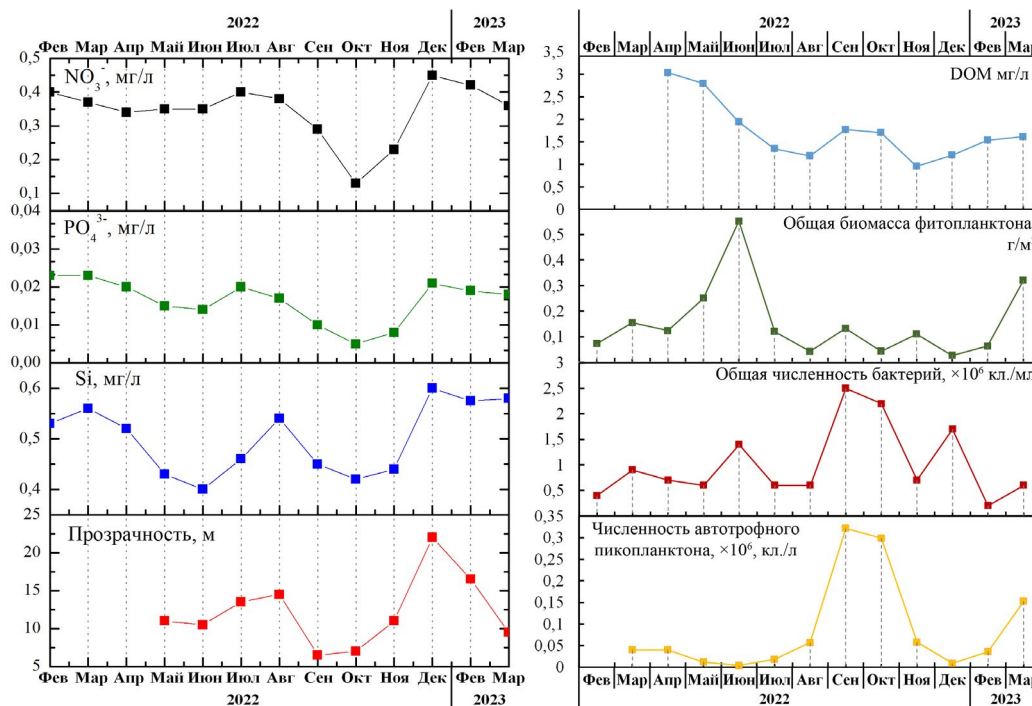


Рис.1. Годовые изменения прозрачности, биогенных элементов (Si, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) и количественных показателей фито-, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в фотическом слое (0–25 м) в 2022 – начало 2023 гг. на станции в 2,5 км от поселка Большие Коты.

данные о весеннем максимуме продуктивности фитопланктона (Антипова, 1963; Поповская, 1977; Ророvская, 2000) и свидетельствуют о стабильности сезонного функционирования первичного звена озера.

Бактериопланктон и автотрофный пикопланктон также претерпевали сезонные изменения. В феврале 2022 г. были минимальные значения численности –  $0,4 \times 10^6$  кл./мл (Рис.1, Таблица S1). В июне ОЧБ возросла, в июле-августе снова снизилась. Максимум ОЧБ отмечен в сентябре-октябре  $(2,2-2,5) \times 10^6$  кл./мл (Рис.1, Таблица S1). При сопоставлении данных по ОЧБ с предыдущими годами (Straškrábová et al., 2005; Mikhailov et al., 2022) видно, что сезонная динамика бактериопланктона в 2022 г. придерживается ежегодным трендам и взаимосвязана как с развитием фитопланктона, так и с концентрацией органического вещества (Рис.1). Снижение ОЧБ в летние месяцы и ноябре может быть следствием увеличения численности в этот период криптофитовых (Рис.2). Ранее показано, что представители отдела Cryptophyta являются основными потребителями бактерий в летнем планктоне пресноводного водоема и могут играть

ключевую роль в переносе углерода от прокариот на более высокие трофические уровни (Grujčić et al., 2018). Резкое увеличение численности бактериопланктона в декабре возможно связано с увеличением концентрации фосфатов и нитратов (Thingstad et al., 2005), а также с поступлением органического вещества, образующегося после отмирания фитопланктона (Шимараев и др., 2000; Бондаренко и др., 2022). Пик численности автотрофного пикопланктона также приходился на сентябрь-октябрь  $(0,29-0,32) \times 10^6$  кл./мл (Рис.1). Максимум численности автотрофного пикопланктона в 2022 г. был смещен на месяц по сравнению с данными предыдущих лет, когда пик приходился на август-сентябрь (Belykh, Sorokovikova, 2003; Поповская, Бельх, 2003).

При сравнении данных биомассы фитопланктона, численности бактериопланктона, автотрофного пикопланктона и физико-химических параметров в 2022 г. можно выделить пять периодов развития сообщества. Первый период – подледный, ранняя весна (февраль, март, апрель), характеризовался высоким содержанием биогенных элементов и ростом фитопланктона. Второй период –

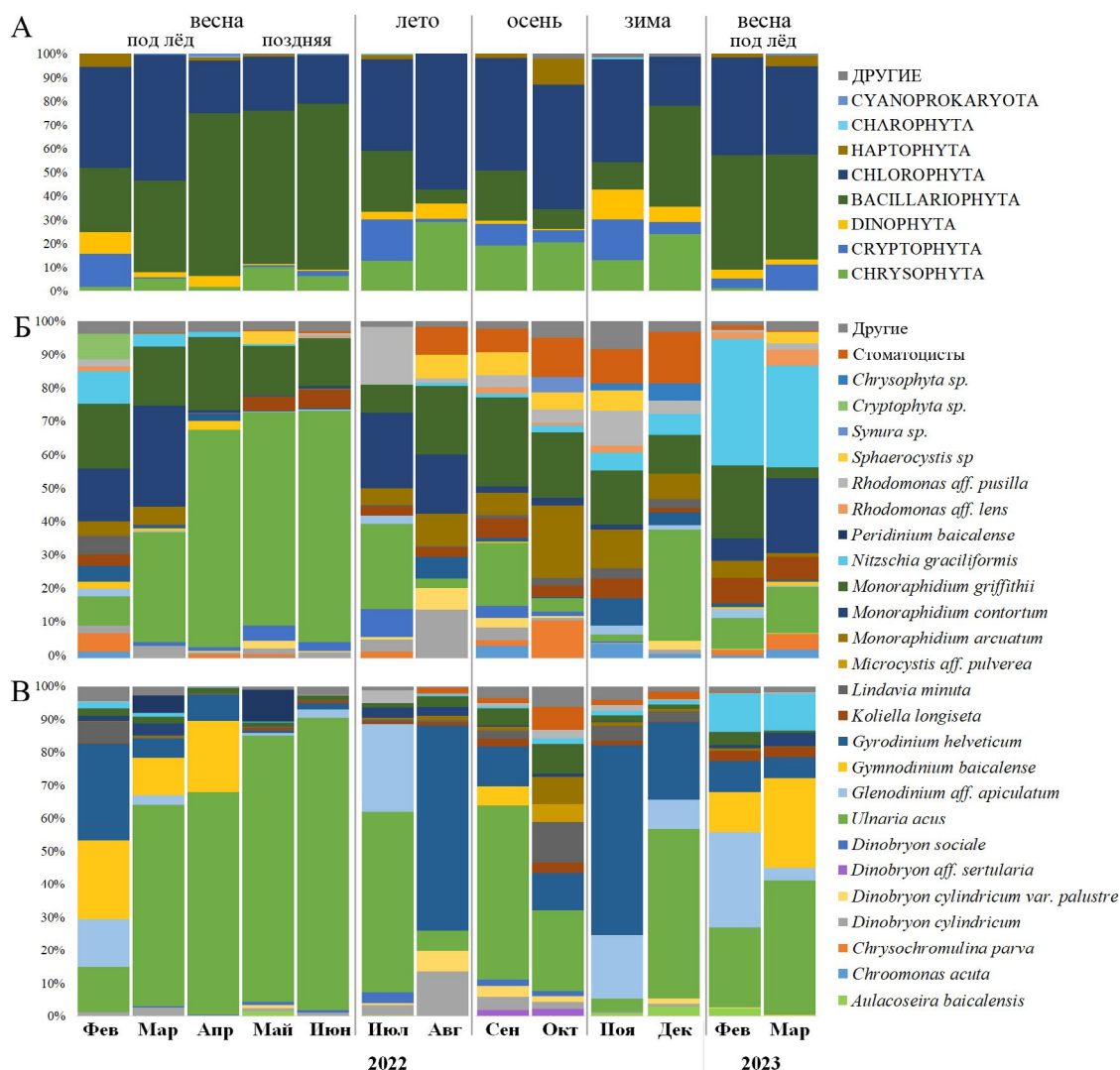


Рис.2. Процентное соотношение видов фитопланктона в фотическом слое (0–25 м) в 2022 – начало 2023 гг. на станции в 2,5 км от поселка Большие Коты. Соотношение численности по отделам (А), численности по видам (Б) и биомассы по видам (В).

поздняя весна (май, июнь) отличался максимальной биомассой фитопланктона, сопутствующим ростом численности бактериопланктона, и минимумом содержания кремния. Третий период – летний (июль, август) с низким обилием фито-, бактериопланктона, автотрофного пикопланктона и повышением концентрации биогенов. Четвертый период – осенний (сентябрь, октябрь) характеризовался максимальной численностью автотрофного пикопланктона, низкой биомассой фитопланктона, уменьшением концентраций азота и фосфора до минимальных значений и снижением прозрачности воды. И пятый период – зимний (ноябрь, декабрь) с низкой биомассой фитопланктона и увеличением содержания биогенных элементов.

### 3.2. Таксономический состав фитопланктона

Сезонная динамика фитопланктона претерпевает существенные изменения из года в год как по количественным показателям, так и по видовому составу (Straškrábová et al., 2005; Izmeš'eva et al., 2006; Помазкина и др., 2010; Поповская и др., 2015). В 2022 г. в фитопланктоне мониторинговой станции наиболее представленной группой был отдел Chlorophyta (Рис.2А). Bacillariophyta преобладали в весенний и зимний период. Летом, осенью и зимой увеличивалась доля Chrysophyta. Отдел Dinophyta, представители которого часто доминировали в подледном планктоне (Антипова, Кожов, 1953; Поповская, 1977; Помазкина и др., 2010), составлял менее 10%. Небольшая доля Dinophyta в фотическом слое (0–25 м) в ледовый период 2022 г. скорее всего связана с тем, что обычно они концентрируются в слое воды непосредственно подо льдом (Башенхаева и др., 2017; Bondarenko et al., 2022; Bashenkhaeva et al., 2023) и ещё не перешли в толщу воды.

По численности в подледный период (февраль) доминировали зеленые водоросли *Monoraphidium griffithii* (Berkeley) Komárková-Legnerová и *M. contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová (Рис.2Б, Таблица S2). Значительную долю составляли диатомовые водоросли *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal и *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot & Simonsen. По биомассе доминировали наиболее крупные динофлагелляты: *Gyrodinium helveticum* (Penard) Y. Takano & T. Horiguchi и *Gymnodinium baicalense* N. L. Antipova (Рис.2В). С марта увеличивалась доля в фитопланктоне диатомеи *U. acus*, она доминировала, как по численности, так и по биомассе, достигая максимума в июне. Весенний период является одним из основных периодов в функционировании Байкала, когда происходит массовая вегетация диатомовых водорослей, которые создают основу годовой первичной продукции озера (Поповская, 1987). В последние годы в весеннем фитопланктоне вместо типичных байкальских холодолюбивых видов *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen и *Stephanodiscus meyeri* Genkal et Popovskaya доминируют диатомеи *U. acus* (Поповская и др.,

2015; Bondarenko et al., 2019; Mikhailov et al., 2022). В июле равную долю в сообществе составляли *U. acus* и *M. contortum*. Увеличилась численность подвижных криптофитовых *Rhodomonas aff. pusilla* (Bachmann) Javornický и *Chroomonas acuta* Utermöhl. Увеличение их доли в сообществе в летний период скорее всего связано с поступлением растворенного органического вещества (РОМ) после массовой вегетации фитопланктона в июне. Ранее показано, что РОМ, образующееся при функциональной активности фитопланктона, а также и при его разложении, является основным фактором, стимулирующим рост жгутиконосцев (Бондаренко и др., 2022). Поздним летом (август) и осенью в фитопланктоне преобладали зеленые водоросли рода *Monoraphidium*, увеличилась доля стоматоцист хризофитовых и мелкоклеточных зеленых водорослей *Sphaerocystis* sp. Для стоматоцист характерна максимальная численность в летне-осенний период (август–октябрь) после весеннего развития хризофитовых (Фирсова и др., 2008). Диатомеи *Lindavia minuta* (Skvortzov) T. Nakov (= *Cyclotella minuta* (Skvortzov) Antipova), которые имеют максимум развития в осенний период (Maskau et al., 2005; Izmeš'eva et al., 2006; Помазкина и др., 2010) также отмечены в составе осеннего фитопланктона 2022 г., но не в составе доминирующих видов. В декабре, в зимний минимум общей численности, в фитопланктоне снова доминировала *U. acus*, значительную долю составляли стоматоцисты, зеленые водоросли рода *Monoraphidium* и *Rhodomonas aff. pusilla*. Зимнее увеличение криптофитовых возможно связано с повышением освещенности верхних слоев. Ранее показано, что за счет наличия фотозащитных каротиноидов, криптофитовые способны успешно расти в условиях высокой освещенности в поверхностных слоях (Mendes et al., 2018). Наряду с вышеописанными видами в данный период отмечалось увеличение численности *N. graciliformis*, с последующим максимумом в подледный период 2023 г. (Рис.2Б).

### 3.3. Анализ взаимосвязи фито-, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона с физико-химическими параметрами

Анализ взаимосвязи физико-химических и биологических параметров показал, что численность и биомасса фитопланктона отрицательно коррелировала только с Si (Рис.3). Прозрачность отрицательно коррелировала с численностью автотрофного пикопланктона, в то время как пикопланктон положительно коррелировал со взвешенным органическим веществом и отрицательно с  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{PO}_4^{3-}$ . Эти данные сопоставимы с ранними исследованиями пикопланктона Байкала, где описана способность его развития при концентрациях азота и фосфора, близких к аналитическим пределам обнаружения, что позволяет им поддерживать первичную продукцию

озера в летние месяцы, когда после массового весеннего развития крупных форм фитопланктона концентрация биогенных элементов снижается (Поповская, 1968; Роровская, 2000). Ранее анализ многолетних данных по фитопланктону показал обратную зависимость между пикопланктоном и крупным фитопланктоном (как сезонно, так и ежегодно) (Роровская, 2000).

### 3.4. Сравнительный анализ видового состава и альфа-разнообразия фитопланктона

Ординация сообществ по численности видов микроводорослей с помощью PCoA показала, что сообщества формируют три группы (Рис.4). Первая – подледная группа (фев-мар23); вторая – поздневесенняя группа (апр-май-июнь) и третья – летне-осенне-зимняя группа (авг-сен-окт-ноя-дек) (Рис.4). Июль и март22 ни с кем не группировались. Анализ альфа разнообразия сообществ показал, что наиболее разнообразными были подледная и летне-осенне-зимняя группы (Рис.5), по сравнению с поздневесенней. Как показал Тьюки тест, поздневесенняя группа сильнее отличалась от остальных (Рис.5). Снижение видового разнообразия весной в пик развития фитопланктона связано с доминированием в сообществе одного вида диатомей – *U. acus*. Показано, что ровность и разнообразие фитопланктона снижаются при увеличении численности нескольких видов, переросших своих конкурентов (Hillebrand, Sommer, 2000). Доминирование одного вида в весенний период, но не полное исключение малочисленных видов из структуры фитопланктона и развитие их в последующие сезоны, подтверждает то, что большинство видов всегда присутствуют в сообществе в разном соотношении и при изменении условий среды изменяется и структура сообщества (Nolte et al., 2010).

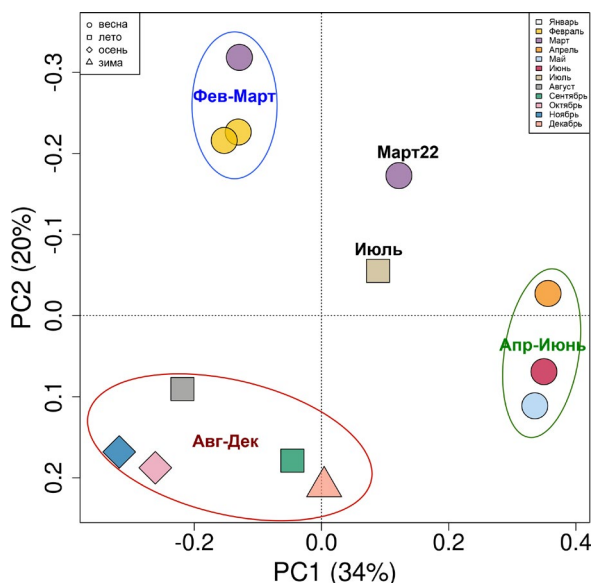


Рис.4. Сравнительный анализ видового состава фитопланктона по сезонам. PCoA плот построен с использованием меры расстояния Хеллингера.

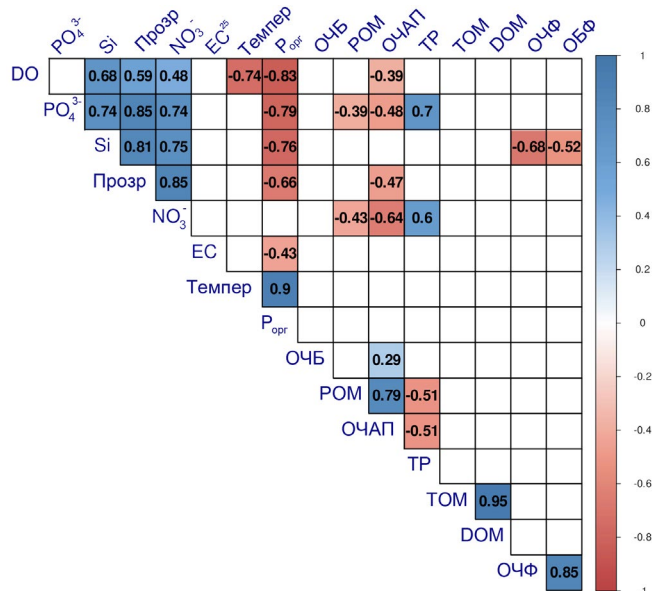


Рис.3. Корреляционный анализ физико-химических факторов и биологических параметров. Показаны только корреляции с *p*-значением < 0,05. ОЧБ – общая численность бактерий, ОЧФ – общая численность фитопланктона, ОБФ – общая биомасса фитопланктона и ОЧАП - общая численность автотрофного пикопланктона.

### Заключение

Сезонная сукцессия фитопланктона происходит в зависимости от физико-химических факторов и биологии видов. Максимальная продуктивность фитопланктона приходилась на весенний период – 71% от годовой, летом снижалась до 10-11% и в декабре достигала минимальных значений – 8%. Динамика численности и биомассы фитопланктона, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в 2022 г. была схожа с предыдущими годами с небольшими изменениями. Максимум численности автотрофного

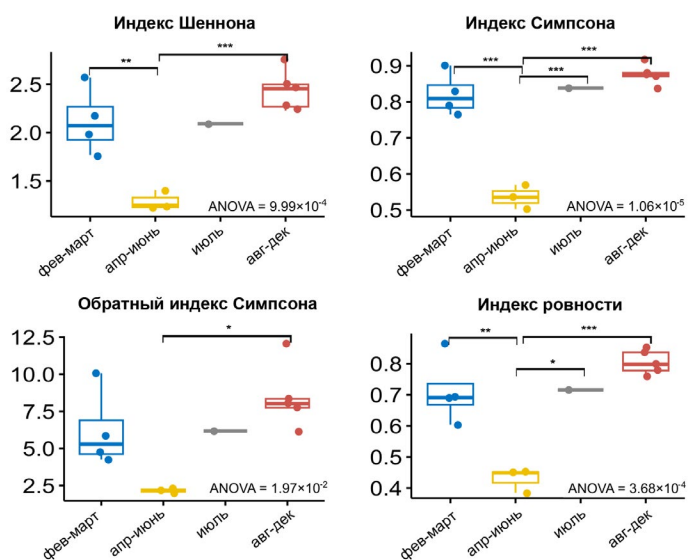


Рис.5. Альфа-разнообразие фитопланктона. ANOVA тест для сравнения фитопланктона по сезонам. Код значимости тестов Тьюки: \*\*\* ≤ 0,001; 0,001 ≤ \*\* ≤ 0,01; 0,01 ≤ \* ≤ 0,05.

пикопланктона в 2022 г. был отмечен в сентябре-октябре и был смещен на месяц по сравнению с данными предыдущих лет, когда пик приходился на август-сентябрь. При сравнении количественных показателей фитопланктона, бактериопланктона, автотрофного пикопланктона, а также физико-химических параметров среды было выявлено пять биологических периодов. По данным видового разнообразия фитопланктона показано разделение на три группы. Данный результат говорит о том, что количественные показатели являются более динамичной и чувствительной характеристикой сообщества, чем его структурные перестройки. Полученные данные также свидетельствуют о важности сезонного изучения сообществ для понимания изменений в экосистеме.

## Благодарности

Авторы выражают благодарность И. С. Михайлову, М. С. Яхненко, И. Н. Смолину за помощь в отборе пробы; Н. А. Бондаренко за ценные комментарии и предложения. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 21-74-00147, <https://rscf.ru/project/21-74-00147/>. Микроскопический анализ проводили на базе Центра коллективного пользования «Электронная микроскопия» (<http://www.lin.irk.ru/copp>) ЦКП «Ультрамикроанализ».

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы

Антипова Н.Л. 1963. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал. Труды Лимнологического института СО АН СССР 2: 12-28.

Антипова Н.Л. 1974. Межгодовые изменения в фитопланктоне оз. Байкал в районе Больших Котов за период 1960-1970 гг. В книге: Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Издательство ИГУ, с. 75-84.

Башенхаева М.В., Захарова Ю.Р., Галачянц Ю.П. и др. 2017. Сообщества бактерий в период массового подледного развития динофлагеллят в озере Байкал. Микробиология 86(4): 510-519. DOI: [10.7868/S0026365617040036](https://doi.org/10.7868/S0026365617040036)

Бондаренко Н.А., Русанов И.И., Черницына С.М. и др. 2022. Структура и продукционный потенциал летнего фитопланктона озера Байкал в современный период. Водные ресурсы 49(1): 66-76. DOI: [10.31857/S0321059622010059](https://doi.org/10.31857/S0321059622010059)

Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука.

ГОСТ 33045-2014 (ISO 6777:1984, NEQ). 2019. Вода. Методы определения азотсодержащих веществ. Москва: Стандартинформ.

Измествьева Л.А., Шимараева С.В. 2012. Многолетняя динамика численности диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* в Байкале. Научно-практический журнал Вестник ИГСА 48: 73-80.

Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. Москва: Изд-во АН СССР.

Кузьмин Г.В. 1975. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Москва: Наука." и "Макарова И.В. Пичкилы Л.О. 1970. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона. Ботанический журнал 55(10): 1488-1494.

Максимова Э.А. 1973. Годовая динамика вертикального распределения численности гетеротрофных бактерий в Южном Байкале. Микробиология 8: 530-536.

Максимова Э.А. 1976. Продукция бактериопланктона в пелагиали Южного Байкала в годовом цикле. Микробиология 45: 161-165.

Максимова Э.А., Максимов В.Н. 1989. Микробиология вод Байкала. Иркутск: ИГУ.

Мокрый А.В. 2011. Структурная организация и динамика фитопланктонного сообщества пелагиали Южного Байкала. Кандидатская диссертация. Иркутский государственный университет, Россия.

Парфенова В.В., Шимараев М.Н., Косторнова Т.Я. и др. 2000. О вертикальном распределении микроорганизмов в озере Байкал в период весеннего обновления глубинных вод. Микробиология 69(3): 433-440.

Помазкина Г.В., Белых О.И., Домышева В.М. и др. 2010. Структура и динамика фитопланктона в Южном Байкале (Россия). Альгология 20(1): 56-72.

Поповская Г.И. 1968. Новый вид рода *Synechocystis* Sauv. в планктоне озера Байкал. Новости систематики низших растений 5: 3-5.

Поповская Г.И. 1977. Динамика фитопланктона пелагиали (1964-1974). В кн.: Галазий Г.И. (Ред.), Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Труды Лимнологического института АН СССР. С. 5-39.

Поповская Г. И. 1987. Фитопланктон глубочайшего озера мира. Морской и пресноводный планктон. Труды ЗИН АН СССР. Ленинград: Наука. С. 107-116.

Поповская Г.И., Белых О.И. 2003. Этапы изучения автотрофного пикопланктона озера Байкал. Гидробиологический журнал 39(6): 12-24.

Поповская Г.И., Усольцева М.В., Домышева В.М. и др. 2015. Весенний фитопланктон пелагиали озера Байкала по данным кругобайкальских экспедиций 2007-2011 гг. География и природные ресурсы 3: 74-84.

РД 52.24.532-2016. Руководящий документ. Массовая концентрация общего азота в водах.

Святенко Г.С., Павлов Б.К., Пешкова, Е.В. 2002. Сезонные изменения фитопланктона в Южном Байкале в 1989-1991 гг. Сибирский экологический журнал, 9(4): 491-498.

Фирсова А.Д., Кузьмина А.Е., Томберг И.В. и др. 2008. Сезонная динамика формирования стоматоцист хризифитовых водорослей в планктоне Южного Байкала. Известия Российской академии наук. Серия биологическая 5: 589-596.

Шимараев М. Н., Парфенова В. В., Косторнова Т. Я. и др. 2000. Процессы обмена и распределение микроорганизмов в глубинной зоне озера Байкал. Доклады РАН. 372(1): 138-141.

Яснитский В.Н. 1930. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе Биологической станции за 1926-28 гг. Известия Биолого-географического НИИ при ИГУ 4: 191-234.

Яснитский В.Н. 1923. Материалы к познанию планктона озера Байкал. Труды Иркут. о-ва естествоиспытателей 1: 31-74.

Ahn T., Hong S., Kim D. et al. 1999. The bacterial community of Southern Lake Baikal in winter. Journal of Microbiology 37(1): 10-13.

- Anneville O., Souissi S., Gammeter S. et al. 2004. Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. *Freshwater Biology* 49(1): 98-115. DOI:[10.1046/j.1365-2426.2003.01167.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2426.2003.01167.x)
- Bashenkhayeva M.V., Yeletskaia Y.V., Tomberg I.V. et al. 2023. Free-living and particle-associated microbial communities of Lake Baikal differ by season and nutrient intake. *Diversity* 15(4): 572. DOI:[10.3390/d15040572](https://doi.org/10.3390/d15040572)
- Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A. et al. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444: 752-755. DOI:[10.1038/nature05317](https://doi.org/10.1038/nature05317)
- Belykh O.I., Sorokovikova E.G. 2003. Autotrophic picoplankton in Lake Baikal: Abundance, dynamics, and distribution. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 6(3): 251-261. DOI: [10.1080/14634980301489](https://doi.org/10.1080/14634980301489)
- Belykh O.I., Sorokovikova E.G., Saphonova T.A. et al. 2006. Autotrophic picoplankton of Lake Baikal: composition, abundance and structure. *Hydrobiologia* 568(1): 9-17. DOI: [10.1007/s10750-006-0340-8](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0340-8)
- Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkina L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia. *Limnologia* 75: 19-29. DOI: [10.1016/j.limno.2019.01.002](https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.01.002)
- Bondarenko N.A. 2022. Spatial and Temporal Analysis of Nanoplanktonic Dinoflagellate Development in Lake Baikal. *Inland Water Biology* 15: 262-270. DOI:[10.1134/S1995082922030026](https://doi.org/10.1134/S1995082922030026)
- Cloern J.E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics* 34(2): 127-168. DOI: [10.1029/96rg00986](https://doi.org/10.1029/96rg00986)
- Ducklow H.W. 1993. Bacterioplankton distribution and production in the northwestern Indian Ocean and gulf of Oman, September 1986. *Deep-Sea Research* 40: 753-771. DOI: [10.1016/0967-0645\(93\)90056-S](https://doi.org/10.1016/0967-0645(93)90056-S)
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T. et al. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-242. DOI: [10.1126/science.281.5374.237](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237)
- Fuhrman J.A., Azam F. 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. *Applied and Environmental Microbiology* 39(6): 1085-1095. DOI: [10.1128/aem.39.6.1085-1095.1980](https://doi.org/10.1128/aem.39.6.1085-1095.1980)
- Fukami K., Muriyuki N., Morio Y. et al. 1996. Distribution of heterotrophic nanoflagellates and their importance as the bacterial consumer in a eutrophic coastal seawater. *Journal of Oceanography* 52: 399-407.
- Gasiūnaitė Z.R., Cardoso A.C., Heiskanen A.S. et al. 2005. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea: influence of salinity and eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65(1-2): 239-252. DOI: [10.1016/j.ecss.2005.05.018](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.05.018)
- Gerhardt P., Costilow R.N., Krieg N.R. et al. 1981. *Manual of methods for general bacteriology*. Washington: American Society for Microbiology.
- Grujic V., Nuy J.K., Salcher M.M. et al. 2018. Cryptophyta as major bacterivores in freshwater summer plankton. *The ISME journal* 12(7): 1668-1681. DOI: [10.1038/s41396-018-0057-5](https://doi.org/10.1038/s41396-018-0057-5)
- Häder D.P., Kumar H.D., Smith R.C. et al. 1998. Effects on aquatic ecosystems. *Journal of Photochemistry and photobiology B: Biology* 46(1): 53-68. DOI: [10.1016/S1011-1344\(98\)00185-7](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(98)00185-7)
- Hampton S.E., Izmet'eva 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 Biology* 14: 1947-1958. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x)
- Harrell Jr F.E. 2022. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 4.7-1. <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>
- Hillebrand H., Sommer U. 2000. Diversity of benthic microalgae in response to colonization time and eutrophication. *Aquatic Botany* 67(3): 221-236. DOI: [10.1016/S0304-3770\(00\)00088-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(00)00088-7)
- Izmet'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. 2006. Seasonal dynamics of common phytoplankton in Lake Baikal. In: *Proceedings of Samara RAS (Russian Academy of Sciences) Scientific Centre* 8(3): 191-196.
- ISO 15705:2002. 2002. Water quality – Determination of the chemical oxygen demand index (ST-COD) – Small-scale sealed-tube method. International Standard ISO: Geneva, Switzerland.
- ISO 6878:2004. 2004. Water quality – Determination of phosphorus. – Ammonium molybdate spectrometric method. International Standard ISO: Geneva, Switzerland.
- Kozhova O.M., Izmet'eva L.R. 1998. *Lake Baikal: evolution and biodiversity*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Levasseur M., Therriault J-C., Legendre, L. 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Marine Ecology Progress Series* 19: 211-222.
- Mackay A.W., Ryves D.B., Battarbee R.W., et al. 2005. 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* 46(1-4): 281-297. DOI:[10.1016/j.gloplacha.2004.09.021](https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2004.09.021)
- Mendes C.R. Tavano B., Dotto V.M. et al. 2018. New insights on the dominance of cryptophytes in Antarctic coastal waters: a case study in Gerlache Strait. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 149: 161-170. DOI: [10.1016/j.dsr2.2017.02.010](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.02.010)
- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal Succession and Coherence Among Bacteria and Microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84: 404-422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Nagata T., Takai K., Kawanobe K. et al. 1994. Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer. *Journal of Plankton Research* 16(8): 945-959. DOI: [10.1093/plankt/16.8.945](https://doi.org/10.1093/plankt/16.8.945)
- Nolte V., Pandey R. V., Jost S. 2010. Contrasting seasonal niche separation between rare and abundant taxa conceals the extent of protist diversity. *Molecular ecology* 19(14): 2908-2915. DOI: [10.1111/j.1365-294X.2010.04669.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04669.x)
- Pilkaitytė R., Razinkovas A. 2007. Seasonal changes in phytoplankton composition and nutrient limitation in a shallow Baltic lagoon. *Boreal Environment Research* 12(5): 551-559.
- Pinckney J.L., Paerl H.W., Harrington M.B. et al. 1998. Annual cycles of phytoplankton community-structure and bloom dynamics in the Neuse River Estuary, North Carolina. *Marine biology* 131: 371-381. DOI: [10.1007/s002270050330](https://doi.org/10.1007/s002270050330)
- Popovskaya G.I. 2000. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 3: 215-225. DOI: [10.1016/S1463-4988\(00\)00021-X](https://doi.org/10.1016/S1463-4988(00)00021-X)
- Straškrábová V., Izmet'yeva L.R., Maksimova E.A. et al. 2005. Primary production and microbial activity in the euphotic zone of Lake Baikal (Southern Basin) during late winter. *Global and Planetary Change* 46: 57-73. DOI: [10.1016/j.gloplacha.2004.11.006](https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2004.11.006)
- Thingstad T.F., Krom M.D., Mantoura R.F.C. et al. 2005. Nature of phosphorus limitation in the ultraoligotrophic eastern Mediterranean. *Science* 309(5737): 1068-1071. DOI: [10.1126/science.1112632](https://doi.org/10.1126/science.1112632)



Wei T., Simko V. 2021. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). Available from <https://github.com/taiyun/corrplot>

Wetzel R.G., Likens G.E. 2000. Composition and biomass of phytoplankton. In: *Limnological analyses*. New York: Springer Verlag. pp. 147-174. DOI: [10.1007/978-1-4757-3250-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3250-4_10)

Wetzel R.G., Likens G.E. 1991. *Limnological analyses*. New York: Springer-Verlag. DOI: [10.1007/978-1-4757-4098-1](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4098-1)

Winder M., Sommer U. 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5-16. DOI: [10.1007/s10750-012-1149-2](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2)