

***PSEUDOSOLENIA CALCAR-AVIS* (BACILLARIOPHYTA, CENTROPHYCEAE) В КАСПИИ**

© 2010 Карпинский М.Г.

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
karpinsky@vniro.ru

Поступила в редакцию 29.08.2009

Аннотация

В 1934 г. в Каспий была занесена диатомовая водоросль *Pseudosolenia* (*Rhizosolenia*) *calcar-avis*, которая за год распространилась по всей акватории с соленостью выше 8‰, и стала доминировать, составляя в Среднем и Южном Каспии 80–90% биомассы, и 20–40% – в Северном. При этом резко снизилась роль доминировавших ранее мелкоклеточных водорослей: диатомовой *Rhizosolenia fragilissima* и пиропитовой *Exuviaella cordata*. После этого вселения первый вид встречался единично, биомасса второго – существенно сократилась. Доминирование *P. calcar-avis* наблюдалось вплоть до 2000 г., при всех изменениях условий среды, связанных с колебаниями уровня моря. В 2000 г. в Среднем и Южном Каспии стали интенсивно развиваться мелкоклеточные водоросли, в том числе и *R. fragilissima*, а с 2001 г. доля *P. calcar-avis* в общей биомассе сократилась до 5–10%. Произошло это после вселения гребневика *Mnemiopsis leidyi*, резко снизившего численность зоопланктонных фитофагов, вследствие чего уменьшилась интенсивность выедания фитопланктона. *P. calcar-avis*, ранее успешно конкурировавшая с аборигенным фитопланктоном, благодаря тому, что из-за больших размеров ею никто не питался, утратила преимущество, и выедаемые ранее мелкоклеточные водоросли стали доминировать. Снижение пресса выедания облегчило проникновение в Каспий новых видов фитопланктона: если за 70 лет XX века вселилось 2 вида, то за 9 лет после вселения гребневика – как минимум 7.

Ключевые слова: Каспий, вселенцы, фитопланктон, гребневик *Mnemiopsis leidyi*, воздействие выедания, конкурентоспособность.

В 1931–1934 гг. в различные части Каспия были переселены два вида кефалей (сингиль *Mugil auratu* и остронос *M. saliens*). Перевозка осуществлялась по железной дороге, в бочках с черноморской водой [Карпевич, 1975]. Оба вида кефалей успешно натурализовались, причем стали важными промысловыми видами в Южном Каспии [Бабаян, 1957]. Вместе с кефалями оказались занесенными и два вида креветок (*Palaemon adspersus* и *P. elegans*), которые также успешно натурализовались, хотя и не играют заметной роли в сообществе Каспия [Шорыгин, Карпевич, 1948]. Однако креветки оказались не единственными попутными интродуцентами.

Осенью 1934 г. в центральной части Южного Каспия, в районе

Астарабадского залива, в большом количестве была обнаружена не встречаемая до тех пор диатомовая водоросль *Rhizosolenia calcar-avis* Schultze 1858 (Bacillariophyta, Centrophyceae, Soleniales: Soleniaceae) [Яшнов, 1938, Усачев, 1948, Зенкевич, 1963] (рис. 1, 2). В настоящее время ее систематическое положение изменилось, вид относится к новому, выделенному из прежнего, роду, *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström 1986, но во многих современных работах по Каспию часто употребляется и прежнее родовое название. В Среднем Каспии в 1934 г. этот вид еще не встречался [Смирнова, 1949]. Скорее всего, *P. calcar-avis* проникла в Каспий из Черного моря вместе с водой, в которой перевозили

интродуцированных кефалей, и свое расселение начала из Южного Каспия.



Рис. 1. *Pseudosolenia calcar-avis*. Фото с сайта <http://blacksea-education.ru/11-2.shtml>

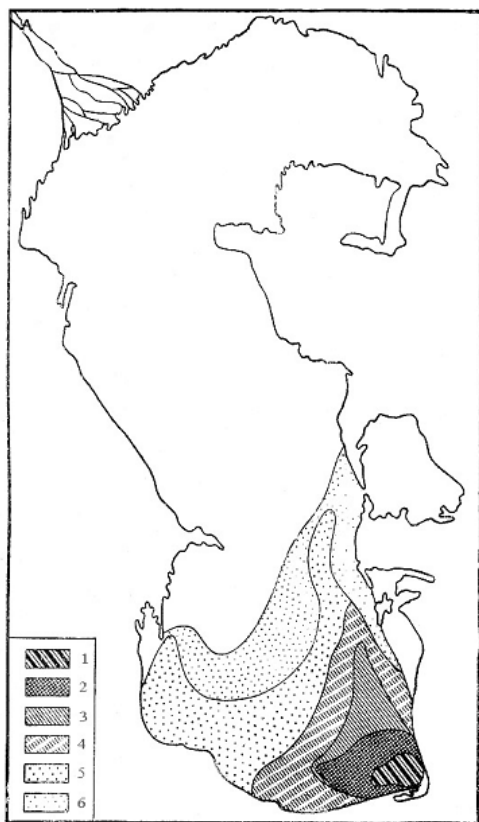


Рис. 2. Количественное распределение *Pseudosolenia calcar-avis* в 1934 г., в г/м^3 : 1) > 10 ; 2) 3–10; 3) 1,5–3; 4) 1–1,5; 5) 0,5–1; 6) 0,1–0,5 [Зенкевич, 1963].

В течение одного года, *P. calcar-avis* распространилась по всему Каспию, проникнув в 1935 г. и в его северную часть, где она ограничена изогалиной 8–10‰ [Яшнов, 1938, Левшакова, 1967]. Произошло это благодаря высокой скорости размножения (даже в октябре 0.5 деления в сутки [Суханова, Беляева, 1980]), вегетации в течение всего года и тому, что в Каспии отсутствуют фитофаги, способные питаться этим очень крупным, достигающим 1 мм, видом, обладающим к тому же достаточно прочным панцирем. Вселение этого нового вида имело для экосистемы Каспия весьма значимые последствия.

После вселения в Каспий *P. calcar-avis* заняла доминирующее положение по биомассе в фитопланктоне, общая биомасса которого при этом значительно увеличилась. «В разных местах она дает биомассу 5–6–9 г/м^3 , и в отдельных случаях составляет до 99% всего фитопланктона, а обычно – свыше 80%. ... Если в осенний период 1934 г. она в среднем составляла 1.2 г/м^3 , то в 1935 в этот же период биомасса поднялась почти до 2 г/м^3 , а в 1936 – до 3 г/м^3 , и все увеличение произошло за счет *P. calcar-avis*» [Зенкевич, 1963, с. 457, 458]. Впрочем, в последующие годы биомасса вида снизилась. Биомасса фитопланктона претерпевает значительные межгодовые и сезонные флуктуации, что затрудняет точную оценку, однако сравнение количественных данных до и после вселения позволяет оценить увеличение биомассы примерно в два-три раза.

В течение года, в зависимости от смены сезонов, видовой состав и количественные характеристики фитопланктона изменяются очень сильно. Не менее значительными могут быть различия по годам. Однако практически во все сезоны и все годы наблюдений *P. calcar-avis* преобладала в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия. Так, изменения доли биомассы *P. calcar-avis* в летнем фитопланктоне Среднего Каспия с 1962 по 1976 г. колебались в пределах от 58 до 90%, составляя в среднем примерно 75%,

а в 1981 и 1986 гг. – 84 и 94% соответственно. В Южном Каспии, где вид был впервые обнаружен, его доля в биомассе летнего фитопланктона в 1962 г. составила 75%, в 1974 г. – 92% и в 1975 г. – 88%. В 1963, 1975 и 1976 гг., во все сезоны, в центральной части Среднего Каспия, у западного и восточного его берегов доля *P. calcar-avis* в биомассе фитопланктона колебалась от 54 до 99%, составляя в среднем около 80%. Аналогичные показатели наблюдались в те же годы и у западного, восточного берегов, и в центральной части Южного Каспия, причем осенью 1974 г. у западного побережья фитопланктон был представлен только *P. calcar-avis*. По данным шести съемок Южного Каспия с 1987 по 1993 г., доля биомассы *P. calcar-avis* изменялась от 93 до 98% [Левшакова и др., 1985, Ардабьева, Татаринцева, 2000; Терлецкая, 2000]. В летних съемках 1989, 1991 и 1994 гг. доля вида в биомассе фитопланктона в Среднем Каспии составляла 60–90%, а в Южном возросла до 89–98% [Полянинова, 1998]. Только в Северном Каспии, с его переменной соленостью, доля *P. calcar-avis* в биомассе фитопланктона была не столь высокой, хотя порой достигала 90%, но в среднем была в пределах 20–40% [Левшакова и др., 1985, Ардабьева, Татаринцева, 2000]. Зимой биомасса *P. calcar-avis* выше, чем летом, при более низкой численности, что происходит вследствие значительного увеличения объема клеток [Бородин, 1991].

До появления *P. calcar-avis*, в фитопланктоне Каспия доминировали два вида: диатомовая водоросль *Rhizosolenia fragilissima* и пиропитовая – *Exuviaella cordata*. После вселения наиболее резко сократилась численность и биомасса экологически близкого вида *R. fragilissima*. Оба вида обитают преимущественно в центральной части моря, и *R. fragilissima* стала встречаться единично или, как, например, в съемках 1962 г., не была обнаружена вовсе. В отличие от *R. fragilissima*, *E. cordata* тяготеет к прибрежью, где ее биомасса

сократилась незначительно, тогда как в центральной части произошло резкое сокращение и численности, и биомассы. И хотя в 1962 г. биомасса *E. cordata*, по сравнению с 1934 г. уменьшилась вдвое, затем еще больше снизилось к 1966 г., и только в 1976 вновь почти достигла уровня 1962 г., этот вид по-прежнему играет заметную роль в фитопланктоне Каспия [Левшакова, Санина, 1973; Левшакова и др., 1985; Санина и др., 2000; Ардабьева, Татаринцева, 2000; Терлецкая, 2000].

Тот факт, что новый вселенец быстро завоевал доминирующее положение в сообществе фитопланктона, потеснив аборигенные виды, позволил говорить о его конкурентном превосходстве [Зенкевич, 1963, Левшакова и др., 1985], хотя в чем это превосходство заключается, определено не было.

В Черном море *P. calcar-avis* в некоторых районах, как, например, вблизи устья Дуная, может образовывать высокую биомассу, до 19.2 г/м³, хотя обычно в этом районе составляет 2.5 г/м³. В открытой части моря ее биомасса редко превышает величину в сотни и даже десятки мг/м³, а доля в общей биомассе невелика (1–10%) и примерно соответствует биомассе *R. fragilissima*, имеющей более мелкие размеры, но значительно более высокую численность. В Азовском море, где видовой состав беднее, а условия для развития фитопланктона благоприятные, в отдельных случаях, как в августе 1925 г., биомасса *P. calcar-avis* достигала 385 г/м³. Однако после 1934 г. таких экстремальных величин не наблюдалось, ее биомасса не превышала 13 г/м³, а обычно составляет 2–4 г/м³. Доля вида в общей биомассе фитопланктона Азовского моря больше, чем в Черном, но редко превышает 50% [Зенкевич, 1963, Кондратьева, 1979, Суханова, Беляева, 1980, Суханова и др., 1987, Георгиева, 1993].

Вселение новой диатомеи вызвало перестройку энергетических потоков в Каспии. Если раньше значительное количество органического вещества,

синтезированное фитопланктоном, потреблялось зоопланктонными фитофагами и шло по пелагическому пути преобразования, то после ее вселения основным направлением стал бентосный путь, когда почти все органическое вещество оседает на дно, где перерабатывается бактериями, другими бентосными организмами и захоранивается в осадках. Такое изменение путей трансформации органического вещества в Каспии должно было сказаться на продуктивности как пелагического, так и бентосного сообществ, однако сейчас реально оценить изменения крайне сложно, поскольку в 1934 г. только начинались количественные исследования, и достаточный материал для достоверных сравнений накоплен еще не был. Поэтому остается лишь предполагать, что в результате вселения *P. calcar-avis* продукция зоопланктона должна была уменьшиться, тогда как зообентоса – увеличиться. А о полезности или вредности этой интродукции до сих пор существуют две противоположные точки зрения.

До 1999 г. *P. calcar-avis* резко доминировала в фитопланктоне Каспия. Однако с 2000 г. в ее положении начали происходить заметные изменения. По данным съемки в августе 2000 г. в Среднем и Южном Каспии ее биомасса была невелика, но доля в общей биомассе оставалась высокой – 133 мг/м³ (84%) и 91 мг/м³ (78%), что соответствовало среднемноголетним величинам. Но на этом фоне отмечено интенсивное развитие мелкоклеточных водорослей, в том числе и *R. fragilissima*, определяемых как кормовые для зоопланктонных фитофагов [Полянинова и др., 2001]. В июне – октябре 2001 г. в Южном Каспии доля *P. calcar-avis* в общем фитопланктоне резко снизилась: до 0.2% по численности и до 8.9% по биомассе. При этом во всех районах происходил активный рост мелкоклеточных водорослей всех групп. В Среднем Каспии в июне *P. calcar-avis* еще преобладала по биомассе, однако в

августе произошло значительное снижение биомассы при небольшом снижении численности. В октябре ее доля в численности была 0.3%, в биомассе 8%, и вновь, при активном развитии мелкоклеточных водорослей, отчего снизилась общая биомасса фитопланктона [Сокольский и др., 2002]. Летом 2001 г., при съемке в Среднем Каспии, у берегов Дагестана *P. calcar-avis* доминировала лишь на северных разрезах, где воды опреснены стоками рек Волги, Терека и Сулака, тогда как на большинстве станций южнее основу биомассы составляла *R. fragilissima*. Ранее в этом районе отмечалось лишь присутствие этого вида [Гасанова, 2004]. В 2002 г. *P. calcar-avis* продолжала доминировать по биомассе, хотя ее величина заметно сократилась по сравнению с 2000 г., когда ее биомасса составляла 90% общей, в Среднем Каспии в 6 раз, в Южном – в 8. На этом фоне произошел резкий рост биомассы и численности *R. fragilissima* – в 24 раза по сравнению с тем же 2000 г. [Полянинова и др., 2003]. В 2003 г. *P. calcar-avis* продолжает доминировать в зимнем фитопланктоне, однако если в Среднем Каспии ее доля в биомассе составляет 77%, то в Южном она снизилась до 21%. При этом наблюдался рост численности мелкоклеточных форм и общее снижение биомассы *P. calcar-avis* [Татаринцева, Терлецкая, 2004]. Продолжение этого процесса наблюдалось и в 2004 г.: *P. calcar-avis*, также как *R. fragilissima* и еще один вселенец, диатомея *Cerataulina bergonii*, присутствовали почти на всех станциях съемки, однако в августе ее биомасса в Среднем Каспии составляла 13,3%, в сентябре – 5,2%. В зимний период 2003 и 2004 гг. доминировали азово-черноморские вселенцы, в летний – мелкоклеточные формы водорослей. В результате при более высокой численности всех групп, общая биомасса фитопланктона была ниже, чем до 2000 г. [Ардабьева и др., 2005]. Весной 2006 г. у дагестанского побережья основу биомассы составляли *R. fragilissima* и водоросли рода *Coscinodiscus*, однако в

случаях наибольшей биомассы фитопланктона, до 15.3 г/м^3 , основу составляла *P. calcar-avis* [Гасанова, Гусейнов, 2009].

Подытоживая данные о состоянии фитопланктона за период с 2000 г., можно заключить, что произошедшие изменения состоят в резком сокращении биомассы и численности *P. calcar-avis*, чья доля в общем фитопланктоне в Среднем и Южном Каспии в летний, и особенно в осенний период, составляла, вместо бывших 80–90%, 10–15% летом и 5–7% осенью. Происходило все это на фоне значительного, примерно в 2–5 раз, снижения общей биомассы фитопланктона, в котором более 80% составляют автохтонные мелкоклеточные водоросли [Татаринцева, 2009]. Процесс снижения роли *P. calcar-avis* начался в Южном Каспии, и происходит там более интенсивно, чем в Среднем, где возможно заметное увеличение и биомассы, и доли в сообществе, особенно в зимний период, а также на отдельных станциях с очень высокой биомассой, что обеспечивается именно этим видом. В Северном Каспии изменения если и произошли, то незначительные, и мало отличались от обычных межгодовых флуктуаций этого вида.

Так в чем же причина столь резкого сокращения биомассы и численности *P. calcar-avis*? Традиционно, все изменения в биоте Каспия пытаются связать с колебаниями уровня моря. В последние годы последствием повышения уровня стало усиление стратификации вод, что, в свою очередь, ухудшает поступление в поверхностную, фотическую зону биогенных элементов, с чем и связывают наблюдаемое явление. Однако в 1935 г. уровень моря примерно соответствовал нынешнему, что не помешало виду очень быстро заселить почти весь Каспий. За время существования *P. calcar-avis* в Каспии его уровень снижался, стабилизировался на минимальных величинах, вновь повышался и вновь стабилизировался. Соответственно этому менялись и условия среды, но при всех изменениях

положение *P. calcar-avis* было сравнительно стабильным. С 1996 г. по настоящее время наступил период стабилизации уровня, не было каких-либо серьезных изменений и в гидрохимическом режиме. Кроме того, активное развитие мелкоклеточных аборигенных, автохтонных водорослей свидетельствует о том, что дефицит биогенных элементов не является лимитирующим фактором. А снижение концентрации растворенного кремния воздействует не столь уж существенно хотя бы потому, что другой вид диатомовых, *Nitzschia seriata*, для развития которого также нужен кремний, в это время становится доминирующим.

Вместе с тем, существует совершенно иное объяснение происходящих изменений, более естественное, простое и «гидробиологичное». Дело в том, что изменения в составе фитопланктона совпали по времени с интенсивным развитием в Каспии другого вселенца, гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

В 1998 г. в Южном и Среднем Каспии рыбаки отметили неизвестные желетельные организмы, а в 1999 г., при подводных видеосъемках на банках, расположенных на границе Среднего и Южного Каспия, был обнаружен гребневик *M. leidyi*. Наиболее вероятно, что этот вид был завезен с балластными водами судов из Черного моря. Его исходный ареал – эстуарии и прибрежные районы Северной и Южной Америки, где он встречается в чрезвычайно широком диапазоне температуры и солености. В начале 1980-х гг. *M. leidyi* был занесен в Черное море, где вызвал очень большие изменения в экосистеме. Гребневик активно осваивал Каспийское море, и в октябре 2000 г. достиг Северного Каспия, где его распространение было ограничено западной частью и изогалиной 4.3‰. В 2001 г. популяция *M. leidyi* существенно возросла, наибольшие значения численности (и абсолютной, и в 1 м^3) наблюдались в Южном Каспии, где в августе по числу особей в 1 м^3 она в два раза превышала самые высокие значения, наблюдавшиеся в Черном море в период

пика развития, в 1989 г. В 2002 г. его численность удвоилась. По наблюдениям за 5 лет, основа ареала *M. leidy* сформировалась в Южном Каспии, где он встречается круглогодично и переживает зиму. *M. leidy* начинает расти и размножаться с весенним потеплением и распространяется на север (в теплые зимы он может проникнуть на север раньше, как это наблюдалось в 2004 г.). Основными факторами, определяющими размеры популяции гребневика, являются температура и концентрации пищи. *M. leidy* распространяется по всему Среднему Каспию в июле и достигает Северного Каспия в конце июля – начале августа. При снижении температуры гребневик исчезает: поздней осенью сначала из Северного Каспия, а затем и из большей части Среднего и только небольшая часть популяции сохраняется в Южном Каспии [Шиганова и др., 2001, Шиганова и др., 2005].

M. leidy – зоопланктофаг, интенсивность питания которого зависит не от степени насыщения организма, а от наличия корма. При большом количестве корма гребневик заглатывает планктонные организмы и отрыгивает их полупереваренными, чем многократно увеличивает количество уничтоженного зоопланктона, и большие скопления *M. leidy* способны нанести очень серьезный урон планктонным популяциям. Последствия вселения этого вида в Каспийское море очень велики, чтобы не сказать катастрофичны. В 2000 г., когда гребневик активно расселился по всему морю, произошло резкое снижение биомассы зоопланктона: по сравнению с 1998 г. в Среднем Каспии в 4 раза, в Южном – в 9. При этом Cladocera сократились в 6 раз в Среднем и в 122 раза в Южном Каспии, Rotatoria – в 5 и 20 раз, Copepoda – в 4 и 5 раз. Относительно невысокое снижение Copepoda объясняется тем, что *M. leidy* активно поедает автохтонные каспийские виды, такие как *Euritemora grimmii*, *Calapineda aquae dulcis*, *Limnocalanus grimaldii*, а еще один азово-черноморский вселенец, *Acartia clausi*, оказался

способным избегать его, вследствие чего стал преобладать в зоопланктоне. В дальнейшие годы происходило снижение биомассы зоопланктона (без учета гребневика) и его видового разнообразия. В 2002 г. и в Среднем, и в Южном Каспии происходило заметное уменьшение биомассы зоопланктона от июля к августу – времени наиболее массового развития гребневика. Биомасса в целом снизилась приблизительно в 2 раза. *A. clausi* был единственным представителем Copepoda, но при этом, по сравнению с 2000 г., ее биомасса снизилась в 2 раза, а численность – в 4. В 2003 г. отмечено некоторое увеличение биомассы зоопланктона, что было воспринято как переход к равновесному состоянию между зоопланктоном и гребневиком. [Полянинова и др., 2001, 2003, Сокольский и др., 2002, Тиненкова, Петренко, 2004, Шиганова и др., 2005].

Таким образом, после вселения гребневика *M. leidy* произошло резкое сокращение биомассы и численности зоопланктона, основу которых составляли пелагические фитофаги. В результате резко снизилась интенсивность выедания фитопланктона. И оказалось, что конкурентное преимущество *P. calcar-avis* заключалось в ее больших размерах и недоступности фитофагам. Когда же это преимущество перестало действовать, выяснилось, что аборигенные виды, благодаря своим мелким размерам и, соответственно, большей относительной поверхности тела (соотношение поверхность/объем) имеют даже преимущество в условиях недостатка минеральных веществ, а роль *P. calcar-avis* в фитосообществе оказалась примерно такой же, как и в Черном море. Лишь когда биогенные элементы содержатся в избытке, может произойти вспышка ее численности и биомассы. Резкое сокращение зоопланктона и ослабление пресса выедания произошло в 2000 г., что сопровождалось интенсивным ростом мелкоячеичных водорослей, тогда как сокращение *P. calcar-avis* случилось в следующем, 2001 г., поскольку

существует определенная инерция этого процесса, связанная также и с цикличностью вегетативного сезона.

Можно также провести параллель между *A. clausi* и *P. calcar-avis*: оба вида начинают доминировать в условиях сильного пресса выедания, который они оказались способными каким-то образом избегать, тогда как при отсутствии этого воздействия их роль в сообществах значительно скромней.

Увеличение численности мелкоклеточных водорослей дает возможность говорить о благоприятном состоянии кормовой базы для зоопланктонных фитофагов. Однако на самом деле произошла инверсия причинно-следственных связей: из-за уничтожения потребителей мелкоклеточный фитопланктон смог интенсивно развиваться. И увеличение его биомассы в данном случае свидетельствует вовсе не о благополучном состоянии с фитопланктоном, а о катастрофе в зоопланктонном сообществе.

И еще один нюанс этой проблемы. Заселение Каспия новыми видами фитопланктона продолжается и в настоящее время. Так, появились пять новых диатомовых водорослей: в октябре 2001 г. была обнаружена *Cerataulina bergonii*, еще два вида, *Chaetoceros pendulus* и *Tropidoneis lepidoptera*, были найдены в 2004 г., а в октябре 2007 г. были встречены *Chaetoceros peruvianus* и *Ditylum brightwellii*. Летом 2005 г. в Южном Каспии была найдена пиропитовая водоросль *Peridinium conicum*. В 2006 г. были впервые обнаружены единичные экземпляры еще одной пиропитовой водоросли *Pyrocystis lunula*, обитающей в Черном море, а уже в 2007 г. этот вид распространился по всему Каспию, составляя более четверти биомассы всех пиропитовых [Татаринцева и др., 2007, Татаринцева, 2009].

Чем обусловлено это изобилие вселившихся за короткий промежуток времени видов? Ведь за длительный период интенсивной антропогенной интродукции, продолжавшейся почти

весь XX век, из фитопланктонных видов в Каспий попали лишь 2: предмет исследования, *P. calcar-avis*, и также упоминавшаяся *N. seriata*, а за 8 лет XXI века – по крайней мере, 7 видов. При этом трудно представить, чтобы ранее эти виды не заносились в Каспий, скорее что-то не давало им успешно натурализоваться. И это «что-то» – пресс выедания зоопланктонными фитофагами. Все вселившиеся виды относятся к мелкоклеточным водорослям, которыми активно питается каспийский зоопланктон, и в Каспий они попадали под сильнейший пресс выедания и оказывались уничтоженными до того, как они пройдут процесс натурализации, необходимый любому организму при переселении в среду с иными условиями. Однако после вселения мнемнописа произошло резкое снижение этого воздействия, что и открыло дорогу для вселения новых видов.

Литература

- [1] Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // В сб.: Морские гидробиологические исследования / Ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: Изд-во ВНИРО, 2000С. 22–38.
- [2] Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Морозюк В.В. Фитопланктон Каспийского моря в 2004 г. // В кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2004 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2005. С.100–121.
- [3] Бабаян К.Е. Каспийская кефаль // Зоологический журнал. 1957. Т. 36, вып. 10. С. 1505–1513.
- [4] Бородин В.Е. Летний фитопланктон разных размерных групп Среднего и Южного Каспия // В сб.: Рыбохозяйственные исследования планктона. Ч.П. Каспийское море. М.: ВНИРО, 1991. С. 102–110.
- [5] Гасанова А.Ш. Состав и распределение фитопланктона дагестанского района Каспия в

- условиях меняющегося режима моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Махачкала: ДГПУ, 2004. 24 с.
- [6] Гасанова А.Ш., Гусейнов К.М. Структура и пространственное распределение весеннего планктонного фитоценоза западного побережья Среднего Каспия в современных условиях // В сб. Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Материалы II всероссийской конференции (Сыктывкар, 5–9 октября 2009 г.). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 52–55.
- [7] Георгиева Л.В. Видовой состав и динамика фитоценоза // В кн.: Планктон Черного моря. Киев: Наукова думка, 1993. С. 31–55.
- [8] Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
- [9] Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- [10] Кондратьева Т.М. Количественное развитие и распределение фитопланктона // В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наукова думка, 1979. С. 70–85.
- [11] Левшакова В.Д. Многолетние изменения весеннего фитопланктона Северного Каспия // В кн.: Труды КаспНИРХ. 1967. Т. 23. С. 25–57.
- [12] Левшакова В.Д., Ардабьева, А.Г., Татаринцева Т.А., Климова А.Н., Санина Л.В., Волошко Л.Н. Фитопланктон // В кн.: Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука, 1985. С. 23–59.
- [13] Левшакова В.Д., Санина Л.В. Летний фитопланктон Среднего Каспия до и после вселения ризосолении // В кн.: Труды ВНИРО. 1973. Т. 80, вып. 3. С. 18–27.
- [14] Полянинова А.А. Кормовая продуктивность // В кн.: Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. С. 30–43.
- [15] Полянинова А.А., Ардабьева, А.Г., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тарасова Л.И., Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л., Малиновская Л.В., Смирнова Л.В., Кочнева Л.А., Белова Л.Н., Лазарева Е.В., Кравченко Е.В., Молодцова А.И., Кашенцева Л.Н., Елизаренко М.М. Гидробиологическая характеристика условий нагула промысловых рыб в Каспийском море в 2000 г. // В кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2000 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 110–125.
- [16] Полянинова А.А., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л., Кочнева Л.А. Гидробиологическая обстановка в Среднем и Южном Каспии при биологической инвазии водоема гребневиком *Mnemiopsis leidyi* // В кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2002 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2003. С. 121–134.
- [17] Санина Л.В., Левшакова В.Д., Татаринцева Т.А. Летний фитопланктон Среднего Каспия в период подъема уровня моря и в сравнении с предшествующими годами // В сб.: Морские гидробиологические исследования / Ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 38–48.
- [18] Смирнова Л.И. О фитопланктоне Среднего Каспия // В сб.: Труды ИОАН. 1949. Т. 3. С. 260–276.
- [19] Сокольский А.Ф., Полянинова А.А., Ардабьева А.Г., Кочнева Л.А., Курашева Е.К., Малиновская Л.В., Петренко Е.Л., Тарасова Л.И., Татаринцева Т.А., Смирнова Л.В., Терлецкая О.В., Тиненкова Д.Х. Состояние кормовой продуктивности Каспийского моря // В кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2001 г.

- Астрахань: КаспНИРХ, 2002. С.124–137.
- [20] Суханова, И.Н., Беляева Т.В. Видовой состав, распределение и суточные изменения фитопланктона Черного моря в октябре 1978 г. // В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 65–91.
- [21] Суханова И.Н., Георгиева Л.В., Микаэлян А.С., Сергеева О.М. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздневесенний период // В кн.: Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 86–97.
- [22] Татаринцева Т.А. Экологические особенности формирования биопродуктивности вод Среднего Каспия. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Махачкала: ДГУ, 2009. 24 с.
- [23] Татаринцева Т.А., Малиновская, Л.В., Тарасова Л.И., Кравченко Е.В. Гидробиологические и трофологические исследования на Каспии // Рыбное хозяйство. 2007. № 3. С. 72–74.
- [24] Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В. Фитопланктон Среднего и Южного Каспия в 2003 г. // В кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2004. С. 123–129.
- [25] Терлецкая О.В. Состояние фитопланктона Южного Каспия в современных условиях // В сб.: Морские гидробиологические исследования / Ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 48–54.
- [26] Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л. Характеристика зоопланктона Среднего и Южного Каспия в октябре 2003 г. // В кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2004. С. 123–129.
- [27] Усачев П.И. Количественные колебания фитопланктона в Северном Каспии // В сб.: Труды института океанологии АН СССР, 1948. Т. 2. С. 60–88.
- [28] Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П., Ушивцев В.Б., Дулимов В.Б., Мусаева Э.И. Вселенец в Каспийском море – гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41, вып. 4. С. 542–549.
- [29] Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Паутова Л.А., Булгакова Ю.В. Проблема вселенцев в Каспийское море в связи с новыми находками в нем черноморских видов зоо- и фитопланктона // Изв. РАН, Серия биол. 2005. № 1. С. 78–87.
- [30] Шорыгин А.А., Карпевич А.Ф. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Крымиздат, 1948. 107 с.
- [31] Яшнов В.А. Планктон Каспийского моря // В сб.: Труды I Всекаспийской научной рыбохозяйственной конференции. М.: Пищепромиздат, 1938. С. 51–56.

***PSEUDOSOLENIA CALCAR-AVIS* (BACILLARIOPHYTA, CENTROPHYCEAE) IN THE CASPIAN SEA**

© 2010 Karpinskiy M.G.

Russian Federal Research Institute of Fisheries & Oceanography (VNIRO), karpinsky@vniro.ru

Abstract

The diatom *Pseudosolenia* (*Rhizosolenia*) *calcar-avis* was introduced to the Caspian Sea in 1934. During a year it spread throughout the water area with salinity higher than 8‰ and dominated in phytoplankton community constituting 80–90% of the total biomass in the Middle and Southern Caspian Sea and 20–40% in the Northern Caspian Sea. After this introduction the role of small-celled diatom algae *Rhizosolenia fragilissima* and pyrrhophyte *Exuviaella cordata* dominated earlier, had sharply decreased. The first species was found in single instances, the biomass of the second one reduced substantially. The *P. calcar-avis* domination was observed until 2000 at all environmental changes connected with the sea level fluctuations. In 2000 small-celled algae, including *R. fragilissima* began to develop intensively and in 2001 the *P. calcar-avis* quantity in the total biomass reduced to 5–10% in the Middle and Southern Caspian. This happened after the comb jelly *Mnemiopsis leidyi* invasion, which sharply decreased the number of zooplankton phytophages that led to lessen the intensity of phytoplankton eating away. *P. calcar-avis*, which previously successfully competed with a native phytoplankton, thanks to that nobody feed on it because of its big sizes, had lost the advantage, and small-celled algae previously eaten away began to dominate. The grazing pressure decrease has facilitated penetration into the Caspian Sea of new phytoplankton species. In the 20th century during 70 years only 2 species penetrated into the Caspian Sea; however, during 9 years after the comb jelly invasion at least 7 species appeared in the Caspian.

Key words: the Caspian Sea, invaders, phytoplankton, comb jelly *Mnemiopsis leidyi*, pressure of eating away, competitiveness.