

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ: КЛИМАТИЧЕСКИЙ ТРЕНД КАК ФАКТОР ФЛОРОГЕНЕЗА

© 2020 Макаревич П.Р., Олейник А.А.

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск 183038, Россия;  
e-mail: makarevich@mmbi.info

Поступила в редакцию 01.11.2019. После доработки 28.05.2020. Принята к публикации 11.08.2020

Представлены результаты флористических исследований планктона Баренцева моря, выполненные в период с 2007 по 2018 г. Задокументированы находки 16 новых для местной флоры видов, проанализировано их распределение в Баренцевом море и на сопредельных акваториях. Рассчитаны статистические показатели (индексы), характеризующие регулярность и количественную выраженность их присутствия на отдельных участках моря. Полученные данные демонстрируют интенсивность и направленность инвазии атлантической альгофлоры. Основное направление инвазии ориентировано от юго-западных границ на восток, в центральные районы Баренцева моря. Не менее стабильное направление, но меньшее по интенсивности влияния атлантической флоры отмечено на северо-западе моря, обращённое на юг, в центральные районы Баренцева моря, и на восток. В историческом аспекте текущие процессы характеризуются как активизация флорогенеза, вызванная, по всей вероятности, текущей климатической ситуацией в регионе, главным образом – усилением адвекции атлантических вод. Отмечено, что, по крайней мере, один адвентивный вид к настоящему времени встроен в сукцессионную систему баренцевоморского фитопланктона на позиции сезонного доминанта.

**Ключевые слова:** флора, микроводоросли, фитопланктон, инвазия, климат, Баренцево море, Атлантика.

### Введение

Ключевым направлением последних десятилетий в биоокеанологии стало изучение современных климатических изменений и их последствий для морских экосистем. Главным образом это касается изменения температурного режима. В Арктике потепление последних десятилетий выражено в гораздо большей степени, чем в целом в Северном полушарии или глобальное; этот феномен принято называть арктическим, или полярным, усилением [Алексеев и др., 2015; Семёнов, 2015]. При этом именно в высоких широтах вариабельность средней годовой температуры воздуха гораздо более высокая, нежели в бореальных или тропических областях [Малинин, 2012]. Кроме того, отличается и «структура» потепления. В отличие от глобального климата или климата низких широт, где в динамике роста температуры определяющим является многолетний линейный тренд (именуемый обычно глобальным потеплением), в северной полярной области (севернее 70° N) над линейным трендом абсолютно преобладает

циклическая долгопериодная («60-летняя» или «полувековая») компонента [Гудкович и др., 2009].

Аналогичным образом изменяются в Арктике и океанологические параметры: отмечаются однонаправленные тренды – рост температуры, уменьшение доли многолетних льдов в структуре ледового покрова, снижение общей ледовитости [Matishov et al., 2009]; как и в случае с температурой воздуха, в межгодовой динамике отчётливо прослеживаются и доминируют долгопериодные колебания [Фролов и др., 2007]. В целом текущая трансформация в атлантическом секторе Северного Ледовитого океана (СЛО) и в Баренцевом море характеризуется как «атлантификация» [Årthun et al., 2012; Аксёнов, Иванов, 2018] и проявляется особенно сильно в последнее десятилетие – после 2007 г., на фоне устойчивого роста адвекции атлантических вод в высокие широты [Трофимов и др., 2018].

Все эти изменения не могли не отразиться на состоянии морских биоценозов. С

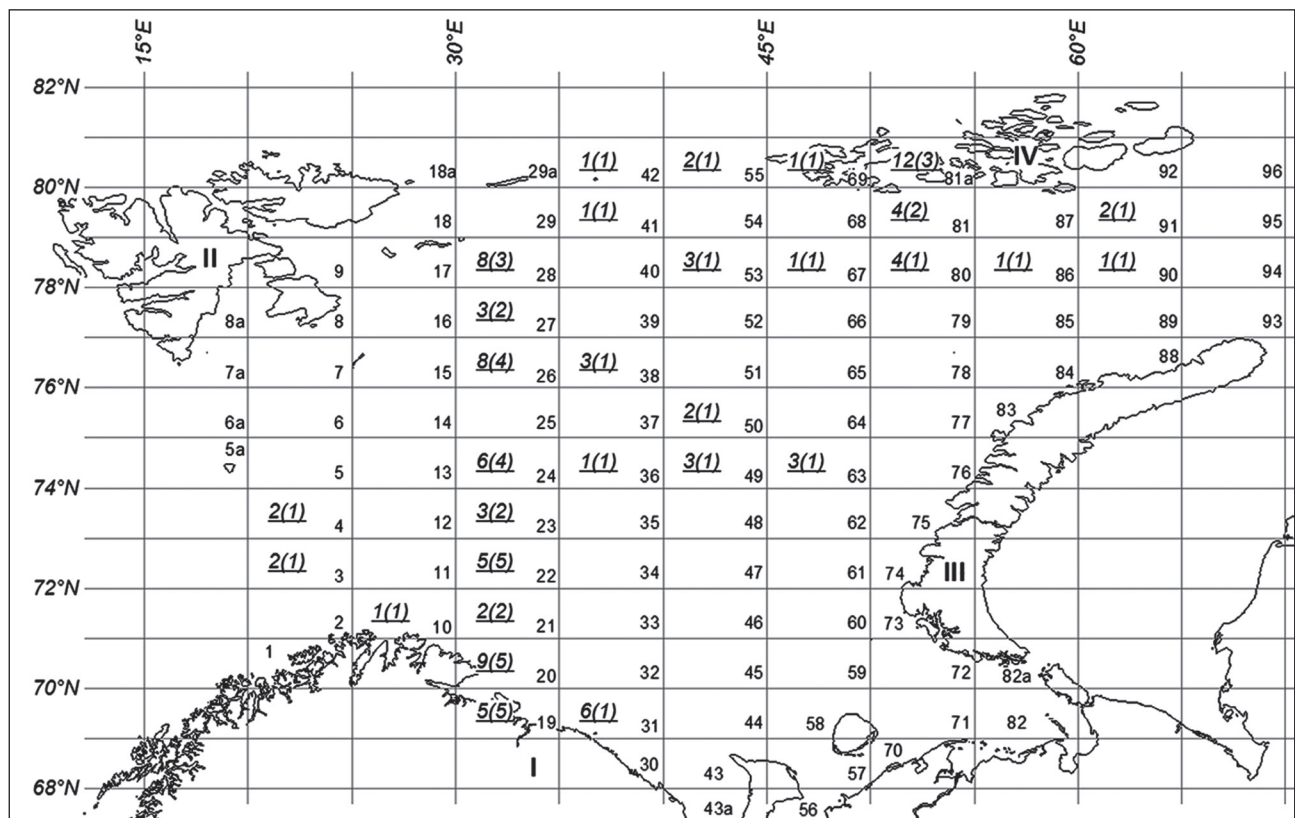
современной температурной аномалией, вероятно, связано проникновение в Баренцево море новых видов из состава тропического и тропическо-бореального комплексов фитопланктона [Олейник, 2014], расширение в северном и восточном направлении ареалов баренцевоморских популяций крабов, снежного *Chionoecetes opilio* и королевского *Paralithodes camtschaticus* [Стариков и др., 2015; Spiridonov, Zalota, 2017; Zalota et al., 2018]. Как обусловленные климатической динамикой рассматриваются изменения в составе и структуре комплекса бокоплавов-амфипод [Любина и др., 2012], смещение на север и восток моря границы, разделяющей тепловодные и холодноводные комплексы Decapoda [Zimina et al., 2015]. С начала XXI в. существенно сдвинулась на север граница, разделяющая сообщества бореальных и арктических видов рыб в Баренцевом море, а изменения в структуре арктической ихтиофауны в целом определяются как её «бореа-

лизация» [Fossheim et al., 2015; Bagøien et al., 2018]. В нашем исследовании показаны изменения в составе фитопланктона, отмеченные в Баренцевом море в период максимума адвекции атлантических вод в высокие широты (2007–2018 гг.): представлены данные о новых видах микроводорослей, особенностях их распространения по акватории, степени и масштабе натурализации.

### Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили планктонные сборы, выполненные в ходе экспедиционных исследований 2007–2018 гг. (рис. 1).

Планктонные пробы отбирались 10-литровым батометром «Hydrobios» (Киль, Германия). Дополнительно делались сетные ловы сетью с фильтрующим конусом из газа с ячейей 29 мкм. Материал фиксировался нейтральным формалином до конечной концен-



**Рис. 1.** Карта-схема района исследований в Баренцевом море. Разделение акватории на квадраты и их нумерация – цифры в нижнем правом углу квадрата – по: [Гидрометеорология..., 1992]. Для квадратов, исследованных в период 2007–2018 гг., указан объем работ (подчеркнуто в центре квадрата): число станций (число посещений). Римскими цифрами помечены Кольский п-ов (I), архипелаги Шпицберген (Свальбард) (II), Новая Земля (III) и Земля Франца Иосифа (IV).

трации 1%. Батометрические пробы объёмом 1 л концентрировали способом обратной фильтрации [Dodson, Thomas, 1964] через «ядерные» лавсановые фильтры с пораами 0.95 мкм. Сетные пробы, после отстаивания в течение 3 суток, концентрировались с помощью сифона с тонко оттянутым наконечником до объёма 20–30 мл и дофиксировались нейтральным формалином. Микроскопирование производилось в счётных камерах различного объёма под световым микроскопом Axio Imager D1 («Carl Zeiss», Германия) при увеличении ×400. Для просветления объектов применялся раствор гипохлорита с последующим нагреванием. Для идентификации видов использовались определители [Киселёв, 1950; Dodge, 1982; Tomas, 1997; Коновалова, 1998; Коновалова, Селина, 2010]. Фитогеографические характеристики видов микроводорослей даны по литературным источникам [Коновалова, 1998; Околотков, 2000; Олейник, 2014; AlgaeBase..., 2019].

### Полученные результаты

В период с 2007 по 2018 г. в Баренцевом море найдены микроводоросли, ранее на этой акватории не отмечавшиеся или находки которых считались сомнительными. Ниже дан перечень видов, приведены данные о месте и времени находок. В перечне 15 видов – динофлагелляты, один – диатомея *Proboscia indica*.

*Proboscia indica* Hernández-Becerril  
(= *Proboscia alata* f. *indica* Licea & Moreno)

Вид отмечен в апреле 2016 г. в юго-западной части моря (кв. 20).

Ближайшие к Баренцеву морю находки: Норвежское море [Barnard et al., 2004, как *P. alata* f. *indica*]. Зарегистрирован также в прибрежных водах Британии [Hendey, 1964, как *P. alata* f. *indica*], в Северном море впервые отмечен в 1989 г. [Nehring, 1998]. Характеризуется как теплолюбивый вид [Nehring, 1998], субтропический и бореальный [Hendey, 1964].

*Azadinium caudatum* (Halldal)  
Nézan & Chomérat

Вид найден в юго-западной части моря: в ноябре 2012 г. (кв. 21), в ноябре 2013 г. (кв. 20, 21) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: Норвежское море [Околотков, 2000], прибрежные воды Норвегии [Dodge, 1982]. Бореальный вид [Околотков, 2000].

*Tripos strictus* (Okamura & Nishikawa)  
F. Gómez (= *Ceratium extensum* f. *strictum*  
Nielsen)

Найден в юго-западной части моря: в июне 2014 г. (кв. 3, 19), в июле 2015 г. (кв. 19, Мотовский залив); в ноябре 2015 г. отмечен на юго- и северо-западе моря (кв. 20, 28).

Ближайшие находки: Средиземное море [Gómez, 2003], Мексиканский залив [Steidinger et al., 2009]. Тропический вид [Коновалова, 1998].

*Corythodinium diploconus* (Stein) Taylor  
(= *Oxytoxum diploconus* Stein)

Вид найден в юго-западной части моря: в ноябре 2012 г. (кв. 21), в ноябре 2013 г. (кв. 20, 21, 22).

Существует значительная неопределённость в идентификации этой формы. Вид был неверно идентифицирован как *O. milneri* [Олейник, 2014], что стало очевидным по ознакомлению с данными Gómez [2018], где представлены изображения из первоописаний *O. milneri* и сходных видов, проанализированы их идентификации в различных источниках. Материал из Баренцева моря [Олейник, 2014, рис. 8] соответствует описанию *Oxytoxum diploconus* Stein (базионим для *Corythodinium diploconus* Taylor); обычный вид Северной Атлантики, характеризуется как тепловодный тропический/субтропический, обаянный своим распространением на север течению Гольфстрим [Paulsen, 1908; Lebour, 1925; Schiller, 1937]. Ближайшие находки: Северное море – прибрежные воды Британии и южной Норвегии [Киселев, 1950; Dodge, 1982;].

*Dinophysis hastata* Stein

Отмечен в ноябре 2013 г. в юго-западной части моря (кв. 20) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: прибрежные воды Норвегии [Dodge, 1981, 1982], Норвежское и Балтийское моря [Околодков, 2000], Северный Ледовитый океан [Киселёв, 1950]. Тропическо-бореальный вид [Коновалова, 1998; Околодков, 2000; Коновалова, Селина, 2010].

*Dinophysis nasuta* Parke & Dixon

Вид отмечен в ноябре 2013 г. в юго-западной части моря (кв. 20) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: побережье Британии, Северное море [Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1981, 1982].

*Dinophysis ovata* Claparède & Lachmann (= *Phalacroma ovatum* Jørgensen)

Найден в юго-западной части моря: в ноябре 2013 г. (кв. 20, 21, 22, 24) [Олейник, 2014], ноябре 2015 г. (кв. 20), в июне 2014 г. (кв. 10); в юго-западной, западной и восточной части моря (кв. 20, 26, 53) – в апреле 2016 г.

Ближайшие находки: Чёрное, Средиземное моря [Киселёв, 1950, как *Ph. ovatum* Jørgensen], Чёрное море [Крахмальский, 2011]. Предположительно тропическо-бореальный вид [Коновалова, 1998; Коновалова, Селина, 2010].

*Gotoius mutsuensis* Matsuoka

Найден в июне 2014 г. в юго-западной части моря (кв. 10).

Ближайшие находки: Средиземное море [El Madani et al., 2011].

*Gonyaulax milneri* (Murray & Whitting) Kofoid

Найден в ноябре 2013 г. в юго-западной части моря (кв. 20) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: побережье Британии [Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1982]. Тропический вид [Околодков, 2000].

*Exuviaella perforata* Gran

Найден в ноябре 2013 г. в юго-западной и западной частях моря (кв. 21, 22, 24, 26) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: Норвежское море [Околодков, 2000]. Отмечен также в Северном и Балтийском морях [Киселёв, 1950; Dodge, 1981, 1982; Hällfos, 2004; Hoppenrath, 2004].

Таблица 1. Даты и места находок *Oxytoxum caudatum*

Месяц, год	Квадрат (№ по рис. 1)
8.2007*	36, 41, 42, 55, 69 и 81a
9.2007	19 (Кольский залив)
9–10.2010	31 (Териберская губа)
11.2012	20, 21, 22, 26
11.2013	20, 21, 22, 24, 26
6.2014	20
11.2015	19, 20, 22, 24, 27
4.2016	26, 53, 67, 80
12.2017	22, 24

Примечание: \* – по [Олейник, 2015]. Формально часть находок 8.2007 г. (кв. 42, 69, 55) находится несколько севернее границы Баренцева моря, то есть локализована на акватории Арктического бассейна.

Тропическо-бореальный [Околодков, 2000] или бореальный вид [Коновалова, 1998].

*Oxytoxum caudatum* Schiller  
(= *Oxytoxum nanum* Halldal)

Даты и места находок вида в Баренцевом море приведены в табл. 1.

С идентификацией этой формы имеются известные сложности [Gómez, 2018], поэтому при анализе распространения мы учитываем только те публикации, которые сопровождаются изображением. Наибольшее сходство наших экземпляров имеется с изображениями Hasle [1960, fig. 33, a–c, материал из тропической Пацифики] и Halldal [1953, fig. 20, как *O. nanum* Halldal, Норвежское море]. Таким образом, ближайшие находки *O. caudatum* приурочены к Норвежскому морю. Тропическо-бореальный вид [Околодков, 2000].

*Podolampas palmipes* Stein

Отмечен в юго-западной части моря: в ноябре 2013 г. (кв. 20) [Олейник, 2014], в апреле 2016 г. (кв. 20), в декабре 2017 г. (кв. 22, 24), в январе 2018 г. (кв. 19 – Кольский залив).

Ближайшие находки: Норвежское море [Околодков, 2000].

Отмечен также в прибрежных водах Британии [Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1982]. Предположительно тропическо-бореальный [Околодков, 2000], тропический [Коновалова, 1998] или проникающий на север Атлантики

с Гольфстримом субтропический вид [Киселёв, 1950].

#### *Protoperidinium brochii* Balech

Отмечен в юго-западной части моря в ноябре 2013 г. (кв. 21) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: приводится для побережья Британии [Parke, Dixon, 1976], но в более поздних источниках не упоминается; достоверно известен из Средиземного и Чёрного морей [Киселёв, 1950; Gómez, 2003; Крахмальный, 2011]. В прибрежье Дании (Каттегат) и Балтийском море отмечен как *Prot. cf. brochii* [Hansen, Larsen, 1992; Hällfos, 2004]. Вид «...вероятно, тропическо-бореальный и нотальный» [Коновалова, Селина, 2010].

#### *Protoperidinium laticeps* Balech

Отмечен в юго-западной части моря в июне 2014 г. (кв. 3, 20, 23, 24).

Описан из вод Западной Гренландии [Grøntved, Seidenfaden, 1938, как *Peridinium laticeps*]. Ближайшие находки: моря Норвежское и Баффина, Девисов пролив, умеренные и субтропические воды северо-восточной Атлантики [Околодков, 2000]; единственный экземпляр найден в прибрежных водах Дании (Каттегат) [Hansen, Larsen, 1992], по этой находке включён в список фитопланктона Балтики [Hällfos, 2004].

#### *Pyrophacus horologium* Stein

Отмечен в ноябре 2013 г. в западной и юго-западной частях моря (кв. 22, 24, 26) [Олейник, 2014].

Ближайшие находки: моря Норвежское, Белое [Околодков, 2000] и Балтийское [Hällfos, 2004]. Вид тропическо-бореальный [Околодков, 2000] или «...по-видимому, тропическо-бореально-нотальный...» [Коновалова, Селина, 2010].

#### *Spatulodinium pseudonociluca* Cachon & Cachon (= *Gymnodinium pseudonociluca* Pouchet)

Клетка на стадии споронта отмечена в юго-западной части моря в июле 2015 г. (кв. 19, Мотовский залив).

Вид имеет сложный жизненный цикл, разные стадии которого значительно различаются размером и морфологией [Коновалова, Селина, 2002; Gómez, Souissi, 2007]. На стадии споронта идентификация не вызывает затруднений, тогда как «мелкоразмерные» стадии (трофонты), описанные как *Gymnodinium lebouriae*, *G. fulgens*, *G. conicum*, *G. viridis*, приводятся в ряде списков наряду с *S. pseudonociluca* в качестве отдельных видов.

Ближайшие находки: Северный Ледовитый океан [Киселёв, 1950, как *G. pseudonociluca*], Карское море [Макаревич, Дружков, 1994; Макаревич, 1997; Druzhkov, Makarevich, 1999, как *G. pseudonociluca*], прибрежные воды Британии, моря Северное (на север до Фарер) [Paulsen, 1908, как *G. pseudonociluca*; Parke, Dixon, 1976; Dodge, 1981, 1982] и Балтийское (Кильская бухта) [Wasmund et al., 2015]. Находки в Арктике иногда считаются сомнительными [Околодков, 2000; Коновалова, Селина, 2002]. Бореальный [Druzhkov, Makarevich, 1999] или тропическо-бореальный [Околодков, 2000].

### Анализ результатов

Распределение числа новых таксонов по отдельным участкам акватории представлено на рис. 2.

В целом картина распределения флористических находок предсказуемая: наибольшим разнообразием характеризуется юго-западная часть Баренцева моря, примыкающая к северо-восточной части Северной Атлантики – Норвежскому морю; отсюда в направлении на север и восток число видов снижается.

Однако число видов, «накопленное» за 2007–2018 гг., может сильно зависеть от посещаемости акватории: участки на юго-западе исследовались в эти годы систематически (в частности, стандартный океанологический разрез «Кольский», где ведётся регулярный мониторинг), а северные и восточные районы – эпизодически. Получить картину распределения, свободную от указанной неравномерности, можно, рассчитав нормированную величину, обозначенную нами N.

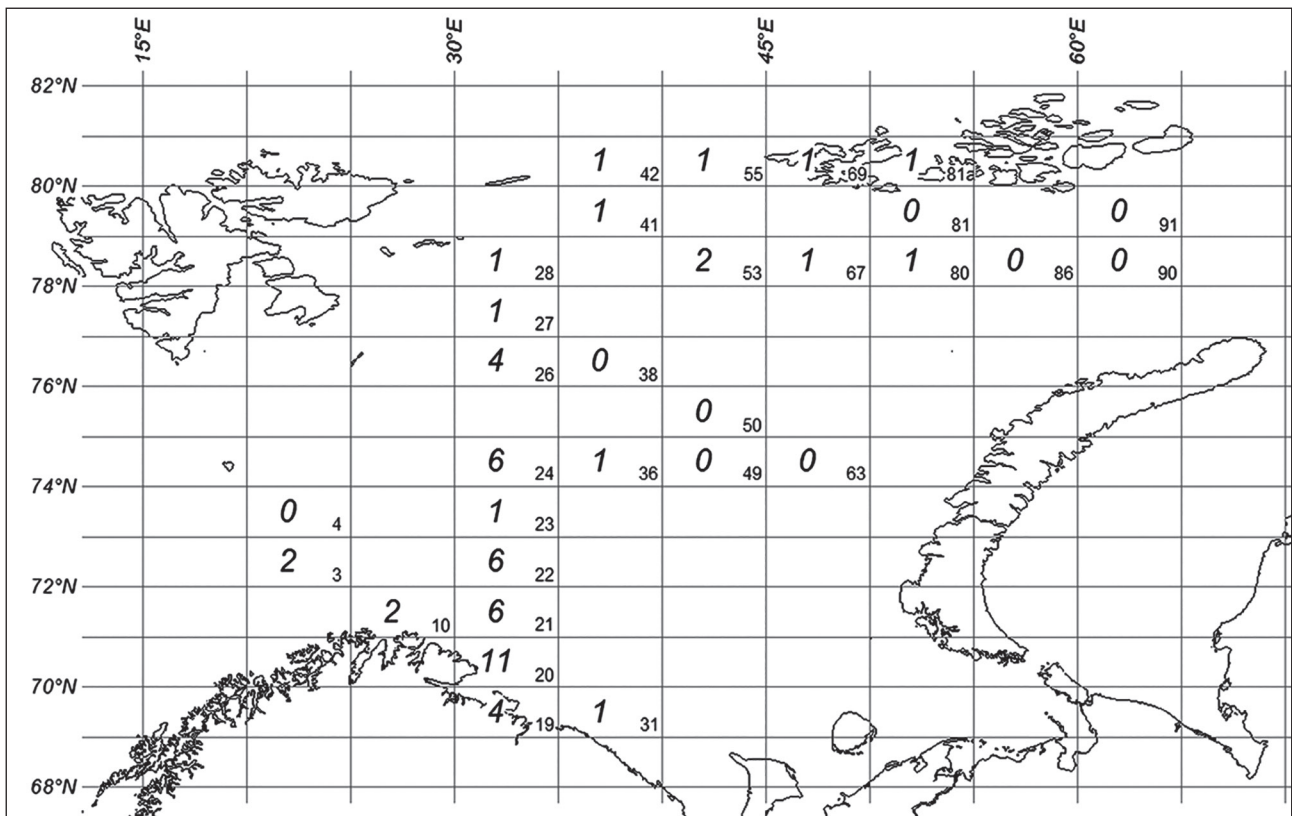


Рис. 2. Распределение числа видов, впервые отмеченных в 2007–2018 гг., по участкам (квадратам) акватории Баренцева моря. В нижнем правом углу – номер квадрата.

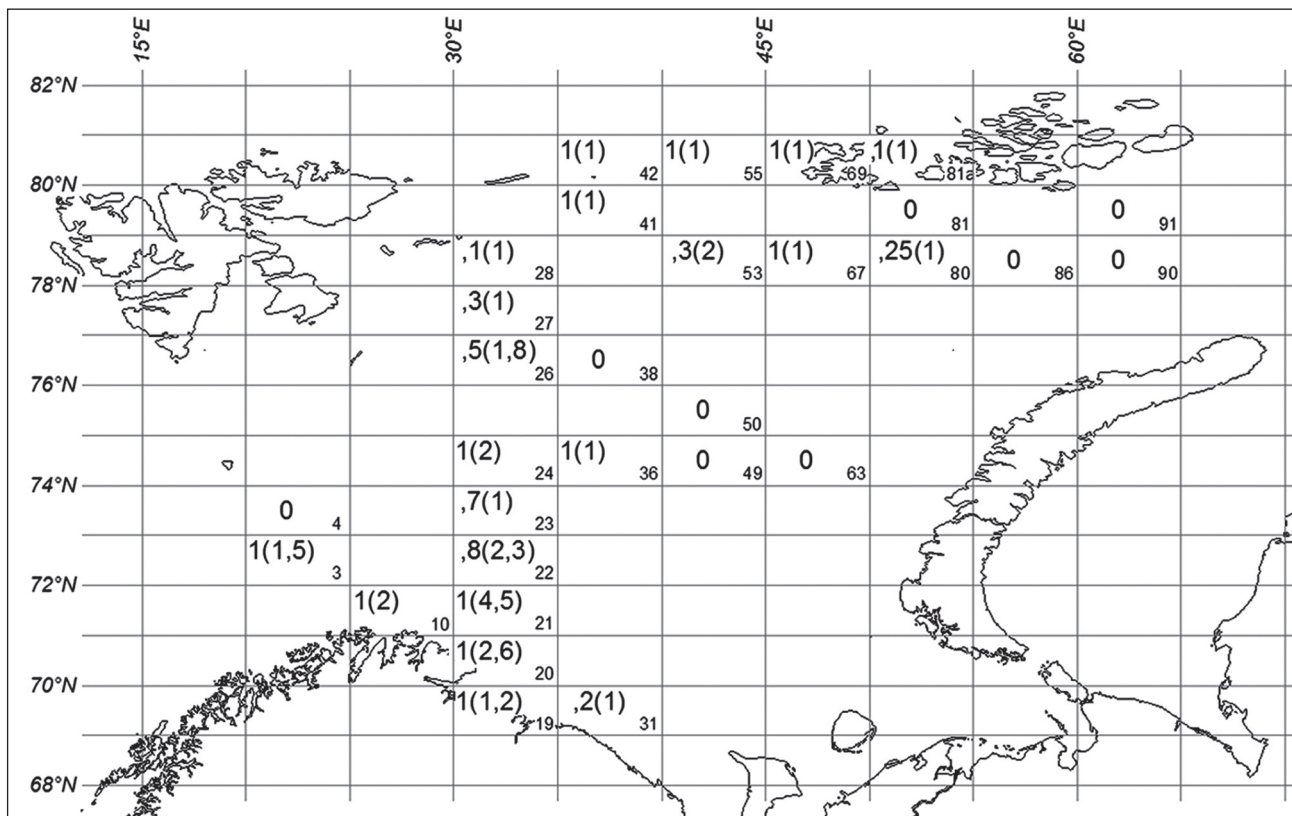


Рис. 3. Распределение значений P и (в скобках) N. Дробные значения округлены до десятых, разделитель – запятая. В нижнем правом углу – номер квадрата.

Индекс **N** равен частному от деления суммы чисел видов-индикаторов ( $\sum n_i$ ) на число измерений, в которых эти виды отмечены ( $^+x$ ), понимая под измерением океанографическую станцию:

$$N = (n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_x) / ^+x,$$

где  $n_i$  – число новых видов в каждом из  $x$  измерений в квадрате,  $i \in \{1, x\}$ . Исходя из естественного допущения, что числом видов определяется степень влияния соответствующего флористического элемента на местную флору, **N** можно считать мерой интенсивности влияния атлантической флоры на данный участок моря.

Кроме того, важным параметром является регулярность (частота) влияния. Мерой регулярности влияния может служить индекс **P** – частное от деления числа измерений с наличием новых видов ( $^+x$ ) на число всех измерений в квадрате ( $x$ ):

$$P = ^+x/x.$$

Между двумя индексами имеется простое соотношение:

$$N \times P = n = \sum n_i / x,$$

где  $n$  – среднее арифметическое числа видов-индикаторов.

Данные для расчёта индексов **N** и **P** представлены в табл. 2, распределение – на рис. 3.

Распределения значений **N** (нормированное число новых видов) в целом по акватории соответствует таковому рис. 2, где отражено распределение интегральных величин: наблюдается снижение в направлении с запада на север и восток.

Отметим основные закономерности распределения значений **N** и **P** в отдельных районах моря.

В юго-западном секторе Баренцева моря величина интенсивности **N** в направлении с запада (кв. 4, 3 и 10) на восток (кв. 20–22), вопреки общей тенденции по Баренцеву морю, растёт, а не снижается.

Вдоль разреза «Кольский» интенсивность и регулярность влияния изменяются немонотонно. От района максимальной интенсивно-

**Таблица 2.** Статистика регистрации новых видов и значения индексов **P** и **N** на участках акватории Баренцева моря по данным 2007–2018 гг.

№ кв.	Число посещений	Число видов	x	$^+x$	<b>P</b>	n	<b>N</b>
3	1	2	2	2	1.0	1.50	1.5
4	1	0	2	0	0	0	0
10	1	2	1	1	1.0	2.00	2.0
19	5	4	5	5	1.0	1.20	1.2
20	5	11	9	9	1.0	2.56	2.6
21	2	6	2	2	1.0	4.50	4.5
22	5	6	5	4	0.8	1.80	2.3
23	2	1	3	2	0.7	0.67	1.0
24	4	6	6	6	1.0	2.00	2.0
26	4	4	8	4	0.5	0.88	1.8
27	2	1	3	1	0.3	0.33	1.0
28	3	1	8	1	0.1	0.13	1.0
31	1	1	6	1	0.2	0.17	1.0
36	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
38	1	0	3	0	0	0	0
41	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
42	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
49	1	0	3	0	0	0	0
50	1	0	2	0	0	0	0
53	1	2	3	1	0.3	0.67	2.0
55	1	1	2	2	1.0	1.0	1.0
63	1	0	3	0	0	0	0
67	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
69	1	1	1	1	1.0	1.0	1.0
80	1	1	4	1	0.25	0.25	1.0
81	2	0	4	0	0	0	0
86	1	0	1	0	0	0	0
90	1	0	1	0	0	0	0
91	1	0	2	0	0	0	0
81a	3	1	12	1	0.1	0.08	1.0

*Условные обозначения:*  $x$  – общее число измерений в квадрате;  $^+x$  – число измерений с новыми видами; **P** – регулярность влияния;  $n$  – среднее число новых видов; **N** – интенсивность влияния. Ненулевые значения **P** и **N** округлены до десятых.

сти (кв. 21, **N** = 4.5) отмечается снижение значений и к югу и к северу. Регулярность при этом не снижается на южных участках (кв. 19 и 20, **P** = 1), но снижается на северных (кв. 22 и 23). Далее на север, в кв. 24, значения индексов возрастают (**N** = 2, **P** = 1), затем последовательно снижаются в кв. 26–27–28.

На севере Баренцева моря также отмечается влияние Атлантики, хотя и в значительно меньшей степени, нежели на юго-западе. Регулярность влияния в северо-западных квадратах (кв. 41, 42, 55, 69) сохраняется высокой ( $P = 1$ ), уровень интенсивности минимален – в абсолютном большинстве случаев в одном измерении (=на одной станции) регистрируется один вид из числа новых. По мере продвижения на восток в первую очередь снижается регулярность; на восточных границах Баренцева моря влияние атлантической флоры не отмечено ( $N = P = 0$ ). Сходная пространственная тенденция – снижение в восточном направлении параметров  $N$  и  $P$  до нулевых значений – наблюдается и в центральном районе моря, от самых «западных» (кв. 24 и 26) и далее на восток (кв. 36 и 38, затем кв. 49, 50, 63).

### Обсуждение и выводы

Большинство видов из приведённого перечня встречается по всей бореальной зоне Северной Атлантики, самые северные места их регистрации – Норвежское или Северное моря. Отмеченное изменение ареала этих видов не кажется неожиданным, поскольку по составу планктонной флоры Баренцево море в той или иной своей части входит в единую Аркто-Бореальную область [Беклемишев и др., 1977; Беклемишев, Семина, 1986; Околотков, 2000]. Однако некоторые виды до сих пор регистрировались только на юге бореальной зоны, в широтной области от линии Ортманна до Британских островов (*G. milneri*) или в краевых бассейнах – Средиземном и Чёрном морях (*T. strictum*, *D. ovata*, *G. mutsuensis*). Расширение ареала до высоких широт у этих видов – очевидный признак значительных изменений в экосистеме Арктики, тем более что два из них (*T. strictum*, *D. ovata*) отмечены в Баренцевом море довольно далеко на севере (на  $78^\circ N$ ). Следует также обратить внимание на многолетний режим присутствия новых видов в баренцево-морской пелагиали: треть из них отмечалась в течение 2 лет и более, например, *D. ovata* и *P. palmipes* – 4 года, *O. caudatum* – 8 лет.

Географическая направленность влияния атлантической флоры выявляется при ана-

лизе распределения значений индексов  $N$  и  $P$  по выделенным участкам акватории (квадратам): от границ на юго- и северо-западе в направлении центральной части моря и ее северо-восточной границы. На участках на юго-западе и северо-западе Баренцева моря новые виды регистрировались при каждом обследовании (в каждый год наблюдений) и в каждом измерении (на каждой океанографической станции). Регулярность появления этих видов снижается вплоть до полного отсутствия в центре и на северо-востоке (рис. 3). На отдельных участках в районе океанографического разреза «Кольский» в среднем на одно измерение обнаруживалось до 4.5 новых таксонов и до 11 новых таксонов за все годы исследований (рис. 2 и 3).

В совокупности приведённые данные следует рассматривать как активизацию флорогенеза в арктической области путём естественной инвазии, инициированную, вероятно, устойчивым ростом адвекции атлантических вод.

Отметим, что за этот период выявились и биоценологические изменения – натурализация видов на определённой акватории, «закрепление» в сукцессионной системе. Эти процессы изучались в юго-западной части Баренцева моря, и на материале 2012, 2013 и 2015 гг. было показано, что в предзимний период широко распространена по акватории и доминирует в составе фитопланктона динофлагеллята *O. caudatum* [Макаревич, Олейник, 2017], пока, видимо, единственный вполне натурализовавшийся адвентивный вид. При условии развития современной температурной аномалии высока вероятность натурализации и других видов, однако такой результат возможен и при инверсии современной климатической тенденции, учитывая высокий потенциал акклимации гидробионтов к изменению термического и инсоляционного режимов.

### Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Особенности организации арктических планктонных сообществ в условиях современных климатических изменений (Баренцево,



### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

### Литература

- Аксёнов П.В., Иванов В.В. «Атлантификация» как вероятная причина сокращения площади морского льда в бассейне Нансена в зимний сезон // Проблемы Арктики и Антарктики. 2018. Т. 64. № 1(115). С. 42–54.
- Алексеев Г.В., Радионов В.Ф., Александров Е.И. и др. Изменения климата Арктики при глобальном потеплении // Проблемы Арктики и Антарктики. 2015. № 1(103). С. 32–41.
- Беклемишев К.В., Парин Н.В., Сёмина Г.И. Биогеография океана. Пелагиаль // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана / Отв. ред. М.Е. Виноградов. М., 1977. С. 219–261.
- Беклемишев К.В., Сёмина Г.И. География планктонных диатомей высоких и умеренных широт Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов / Отв. ред. П.А.Моисеев. М., 1986. С. 7–23.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1. Баренцево море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности / Отв. ред. Ф.С. Терзиев. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 182 с.
- Гудкович З.М., Карклин В.П., Смоляницкий В.М., Фролов И.Е. О характере и причинах изменений климата Земли // Проблемы Арктики и Антарктики. 2009. № 1(81). С. 15–23.
- Киселёв И.А. Панцирные жгутиконосцы. М.; Л., 1950. 280 с.
- Коновалова Г.В. Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 1998. 300 с.
- Коновалова Г.В., Селина М.С. Цикл развития *Spatulodinium pseudonostocum* (Dinophyta) из Японского моря // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 9. С. 38–42.
- Коновалова Г.В., Селина М.С. Динофитовые водоросли (Dinophyta) // Биота российских вод Японского моря / Ред. А.В. Адрианов. Владивосток: Дальнаука, 2010. 352 с.
- Крахмальский А.Ф. Динофитовые водоросли Украины: Иллюстрированный определитель. Киев: Альтер-прес, 2011. 444 с.
- Любина О.С., Зимина О.Л., Анисимова Н.А. Распределение и изменчивость фауны амфипод (Crustacea, Amphipoda) на Кольском разрезе (Баренцево море) // ДАН. 2012. Т. 442. № 3. С. 426–429.
- Макаревич П.Р. Фитопланктон Карского моря // Планктон морей Западной Арктики / Отв. ред. Е.Г. Матишов. Апатиты, 1997. С. 51–65.
- Макаревич П.Р., Дружков Н.В. Сравнительная характеристика фитопланктона юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей // Альгология. 1994. Т. 4. № 1. С. 78–88.
- Макаревич П.Р., Олейник А.А. Микропланктон Баренцева моря: современный состав и структура в предзимний период // Вестник МГТУ. 2017. Т. 20. № 2. С. 316–325.
- Малинин В.Н. Уровень океана: настоящее и будущее. СПб.: РГГМУ, 2012. 260 с.
- Околовцов Ю.Б. Динофлагелляты (Dinophyceae) морей евразийской Арктики: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 363 с.
- Олейник А.А. Новые динофлагелляты (Dinophyceae) планктона Баренцева моря // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 7. С. 756–765.
- Олейник А.А. Таксономический список фитопланктона побережья архипелага Земля Франца-Иосифа // Вестник Кольского научного центра РАН. 2015. № 2. С. 25–32.
- Семёнов В.А. Колебания современного климата, вызванные обратными связями в системе атмосфера – арктические льды – океан // Фундаментальная и прикладная климатология. 2015. Т. 1. С. 232–248.
- Стариков Ю.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д., Зуев Ю.А. Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Crustacea Decapoda Lithodidae) в Белом море // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 1. С. 79–95.
- Трофимов А.Г., Карсаков А.Л., Ившин В.А. Изменения климата в Баренцевом море на протяжении последнего полувека // Труды ВНИРО. 2018. Т. 173. С. 79–91.
- Фролов И.Е., Гудкович З.М., Карклин В.П. и др. Климатические изменения ледовых условий в арктических морях евразийского шельфа // Проблемы Арктики и Антарктики. 2007. № 1(75). С. 149–160.
- AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway (Электронный ресурс) // (<http://www.algaebase.org>). Проверено 20.07.2019.
- Årthun M.A., Eldevik T., Smedsdrud L.H. et al. Quantifying the influence of Atlantic heat on the Barents Sea ice variability and retreat // Journ. Clim. 2012. No. 25. P. 4736–4743.
- Bagøien E., Benzik A., Bogstad B. et al. The state and trends of the Barents Sea in 2017 (Электронный ресурс) // Interim Report of the Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). 2018. Ann. 5. P. 69–210. // (<http://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/IEASG/2018/WGIBAR/Annex%205.pdf>). Проверено: 29.07.2019.

- Barnard R., Batten S.D., Beaugrand G. et al. Continuous plankton records: plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958–1999). II. Biogeographical charts. Mar. Ecol. Prog. Ser. (Suppl.), 2004. P. 11–75.
- Dodge J.D. Provisional Atlas of the marine Dinoflagellates of the British Isles. Huntingdon: Biological Records Centre, 1981.
- Dodge J.D. Marine dinoflagellates of the British Isles. London: Her Majesty's Stationary Office, 1982. 303 p.
- Dodson A.N., Thomas W.H. Concentrating plankton in a gentle fashion // Limnol. Oceanogr. 1964. Vol. 9. P. 455–456.
- Druzhkov N.V., Makarevich P.R. Comparison of the phytoplankton assemblages of the south-eastern Barents Sea and south-western Kara Sea: phytogeographical status // Bot. Mar. 1999. Vol. 42. P. 103–115.
- El Madani F., Chiaar A., Abdelhafid C. Phytoplankton Composition and Abundance Assessment in the Nador Lagoon (Mediterranean Coast of Morocco) // Acta Botanica Croatica. 2011. Vol. 70(2). P. 269–288.
- Fosshem M., Primicerio R., Johannesen E. et al. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic // Nature Climate Change. 2015. Vol. 5. P. 673–677.
- Gómez F. Checklist of Mediterranean Free-living Dinoflagellates // Bot. Mar. 2003. Vol. 46. P. 215–242.
- Gómez F. A review on the synonymy of the dinoflagellate genera *Oxytoxum* and *Corythodinium* (Oxytoxaceae, Dinophyceae) // Nova Hedwigia. 2018. Vol. 107. Issue 1–2. P. 141–165.
- Gómez F., Souissi S. The distribution and life cycle of the dinoflagellate *Spatulodinium pseudonoctiluca* (Dinophyceae, Noctilucales) in the northeastern English Channel // Comptes Rendus Biologies. 2007. Vol. 330. Iss. 3. P. 231–236.
- Grøntved J., Seidenfaden G. The phytoplankton of the waters west of Greenland. The Godthab Exp., 1928 // Meddelelser om Grønland (Monographs on Greenland). København: Kommissionen for Videnskabelige undersøgelser i Grønland (Commission for Scientific Investigations in Greenland). 1938. B. 82. No. 5. P. 1–380.
- Halldal P. Phytoplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea, 1948–49. (Including observations during the «Armaer Hansen» cruise, July 1949) // Norske Vidensk.-Akad. Hvalradets Skr. 1953. Vol. 38. P. 1–91.
- Hällfors G. Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species // Baltic Sea Environment Proceedings. 2004. No. 95. 1–208 p.
- Hansen G., Larsen J. Dinoflagellater i danske farvande // Plankton i de indre danske farvande. Analyse af forekomsten af alger og heterotrofe protister (ekskl. ciliater) i Kattegat / Ed. H.A. Thomsen. København: Havforskning fra Miljøstyrelsen. 1992. No. 11. S. 45–155.
- Hasle G.R. Phytoplankton and ciliate species from the Tropical Pacific // Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse. 1960. No. 2. P. 1–50.
- Hendey N.I. An introductory account of the smaller algae of the British coastal waters. Part V: Bacillariophyceae (Diatoms) // London: Her Majesty's Stationary Office, 1964. 317 p.
- Hoppenrath M. A revised checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from Helgoland (North Sea, German bight) // Helgol. Mar. Res. 2004. No. 58. P. 243–251.
- Lebour M.V. The dinoflagellates of northern seas. Plymouth, 1925. 250 p.
- Matishov G.G., Matishov D.G., Moiseev D.V. Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs. // Oceanologia. 2009. 51(3). P. 321–340.
- Nehring S. Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea: biological indicators of climate changes? // ICES J. Mar. Sci. 1998. 55. P. 818–823.
- Paulsen O. Peridinales. Nordisches Plankton. Botanischer Teil. Kiel-Leipzig, 1908. 124 s.
- Parke M., Dixon P.S. Check-list of British marine algae – third revision // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1976. Vol. 56. Iss. 3. P. 527–594.
- Schiller J. Dinoflagellatae (Peridineae). Teil 2. Leipzig, 1937. 590 p.
- Spiridonov V.A., Zalota A.K. Understanding and forecasting dispersal of non-indigenous marine decapods (Crustacea: Decapoda) in East European and North Asian waters // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2017. Vol. 97. No. 3. P. 591–611.
- Steidinger K.A., Faust M.A., Hernández-Becerril D.U. Dinoflagellates (Dinoflagellata) of the Gulf of Mexico // Gulf of Mexico – Origins, Waters, and Biota. V. 1. Biodiversity / Felder D.L., D.K. Camp (eds.). Texas A&M University Press, 2009. P. 131–154.
- Tomas C.R. (ed.). Identifying marine phytoplankton. San Diego, CA. Academic Press. Harcourt Brace Company. 1997. 821 p.
- Wasmund N., Dutz J., Pollehne F. et al. Biologische Zustandseinschätzung der Ostsee im Jahr 2014 (Biological assessment of the Baltic Sea 2014) // Meereswiss. Ber. (Mar. Sc. Rep.) 2015. No. 98. P. 3–90.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Vedenin A.A. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea // Polar Biology. 2018. Vol. 41. P. 1983–1994.
- Zimina O.L., Lyubin P.A., Jørgensen L.L. et al. Decapod crustaceans of the Barents Sea and adjacent waters: species composition and peculiarities of distribution // Arthropoda Selecta (Русский Артроподологический Журнал). 2015. Vol. 24. No. 3. P. 417–428.

# FLORISTIC FINDINGS IN THE BARENTS SEA: CLIMATIC TREND AS A FLOROGENESIS FACTOR

© 2020 Makarevich, P.R., Oleinik, A.A.

Murmansk Marine Biological Institute KSC of the RAS, Murmansk 183038, Russia;  
e-mail: [makarevich@mmbi.info](mailto:makarevich@mmbi.info)

This paper discusses results of floristic studies on plankton in the Barents Sea performed from 2007 to 2018. We documented findings of 16 species new to the indigenous flora and analyzed their distribution in the Barents Sea and adjacent waters. We also calculated statistical indicators (indices) that characterize the regularity and quantitative expression of their presence in certain sectors of the sea. The data obtained demonstrate the intensity and direction of invasion of Atlantic algal flora. The most intense and regular invasion vector is directed eastwards from the southwestern border of the Barents Sea to its central part. Not less stable, but less intensive vector of influence of Atlantic flora was found in the northwestern Barents Sea directed southwards to the central and eastern parts of the sea. In the historical aspect, these processes are characterized as the activation of florogenesis coincided in time and, most likely, caused by the current climatic situation in the region, mainly by the increased advection of Atlantic water. At least one adventive species has been discovered to be currently integrated into the succession system of the Barents Sea phytoplankton in the position of seasonal dominant.

**Keywords:** flora, microalgae, phytoplankton, invasion, climate, Barents Sea, Atlantic water.