

# ДИАТОМОВЫЕ ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ОСЕННЕМ ФИТОПЛАНКТОНЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ: РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ПОЛЕ СОЛЁНОСТИ

© 2022 Паутова Л.А.\*, Кравчишина М.Д.\*\*\*, Силкин В.А.\*\*\*, Клювиткин А.А.,  
Артемьев В.А., Вазюля С.В., Буренков В.И.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997, Россия;  
e-mail: \*larisapautova@ocean.ru, \*\*kravchishina@ocean.ru, \*\*\*vsilkin@mail.ru

Поступила в редакцию 24.09.2021. После доработки 30.03.2022. Принята к публикации 02.05.2022

На меридиональных и широтных транскаспийских разрезах в осенний период 2008, 2009 и 2012 гг. исследована структура фитопланктона экологически разнородных участков моря и роль морских видов-вселенцев в формировании количественных показателей сообщества. Установлено, что в Каспийском море продолжается трансформация планктонных фитоценозов, связанная с вхождением в их состав черноморских диатомей *Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata*. В период осеннего цветения воды фитопланктоном в ноябре 2008 г. численность видов-вселенцев достигала  $1.3\text{--}2.3 \times 10^5$  кл/л, вклад *C. peruvianus* и *P. seriata* в общую сырую биомассу сообщества достигал 49–50%. Наибольшие показатели численности и биомассы этих видов зафиксированы в шельфовых районах Среднего Каспия в его восточной (*C. peruvianus*,  $2.3 \times 10^5$  кл/л), западной (*P. seriata*,  $1.4 \times 10^5$  кл/л) и северной (*C. pelagica*,  $1.3 \times 10^5$  кл/л) частях. В период исследований распространение видов-вселенцев на север Каспийского моря ограничивалось солёностью 5.0, что совпадало с высокопродуктивной фронтальной зоной (4.0–6.0) маргинального фильтра р. Волги. Показано, что диатомея *C. peruvianus* в период, предшествующий осеннему цветению (сентябрь – октябрь), входила в состав фитопланктона верхнего продуцирующего 25–30-метрового слоя воды как в Среднем, так и в Южном Каспии. Наибольшая численность данного вида ( $1.6 \times 10^4$  кл/л) в это время была отмечена в мелководных районах на Апшеронском пороге и в восточной части Среднего Каспия в зоне действия прибрежного ветрового апвеллинга.

**Ключевые слова:** фитопланктон, виды-вселенцы, хлорофилл, биомасса, солёность.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-68-82

## Введение

Экосистема Каспийского моря находится под воздействием целого ряда природных и антропогенных факторов. К основным из них относятся региональные особенности климата. Если в северной мелководной части моря в зимний период наблюдается образование льда, то в южной глубоководной части температура воды не опускается ниже  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Высокий градиент солёности между северной и южной частями моря обусловлен стоком р. Волги, которая приносит более 80% пресной воды, одновременно являясь мощным фактором антропогенного воздействия на экосистему моря [Kosarev, 2005; Chen et al., 2017]. В северной части моря преобладают пресные воды, в то время как в южной высокая солёность (13 ПЕС) обуславливает доминиро-

вание морских видов. Каспийское море, не имеющее связи с океаном, подвержено значительной межгодовой изменчивости уровня, что также является существенным фактором воздействия на его экосистему [Сапожников и др., 2010; Panin et al., 2014; Kostianou et al., 2019]. Считается, что изменение уровня моря связано с изменением стока Волги, который имеет тенденцию к уменьшению [Гинзбург, Костяной, 2018]. Другим фактором падения уровня моря является испарение, увеличивающееся из-за повышения температуры воздуха вследствие глобальных изменений климата [Chen et al., 2017].

В последние годы дополнительным фактором, существенно влияющим на каспийскую экосистему, являются инвазивные процессы. Так, вселение гребневика *Mnemiopsis*

*leidyi* изменило её трофическую структуру [Kideys, Shiganova, 2001; Finenko et al., 2006; Kideys et al., 2008; Shiganova, 2010; Зарбалиева и др., 2016].

Для фитопланктона, как автотрофного звена, в первую очередь имеет значение объём и состав речного стока, то есть концентрация основных биогенных элементов и их формы (органическая и неорганическая). От объёма речного стока зависят колебания солёности, а следовательно, и преимущественное развитие тех видов планктонных водорослей, которые наиболее приспособлены к этим колебаниям. Весь Северный Каспий следует рассматривать как маргинальный фильтр р. Волги [Кравчишина и др., 2013; Лукашин и др., 2019], где происходит преобразование растворённых и взвешенных форм вещества, а также трансформация планктонных сообществ [Лисицын, 1994].

Исследования структуры каспийского фитопланктона, его экологических и продукционных характеристик имеют почти вековую историю. За этот период прослежены изменения в планктонных фитоценозах до и после зарегулирования стока р. Волги [Биологическая продуктивность Каспийского..., 1974; Ардабьева, Татаринцева, 2000; Санина и др., 2000; Карпинский, 2009, 2010; Паутова и др., 2015, 2017]. Было установлено, что зарегулирование стока снизило продукцию фитопланктона примерно в 2 раза несмотря на вселение в водоём нового вида – крупноклеточной диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis*. Этот вид на многие годы стал основной доминирующей формой каспийского фитопланктона, вытеснившей традиционные для моря виды диатомовых и динофлагеллят.

В настоящее время в фитопланктоне Каспийского моря преобладают цианобактерии и диатомовые водоросли [Gogorev, 2006]. Считается, что вклад динофлагеллят в общую биомассу сообщества невелик. Однако, в летний период 2013 г. было отмечено «цветение» динофлагеллят из рода *Gonyaulax* с биомассой до 17.0 г/м<sup>3</sup> в зоне сезонного апвеллинга в восточной части Среднего Каспия [Паутова и др., 2017].

В фитопланктоне Каспийского моря, не отличающемся высоким разнообразием

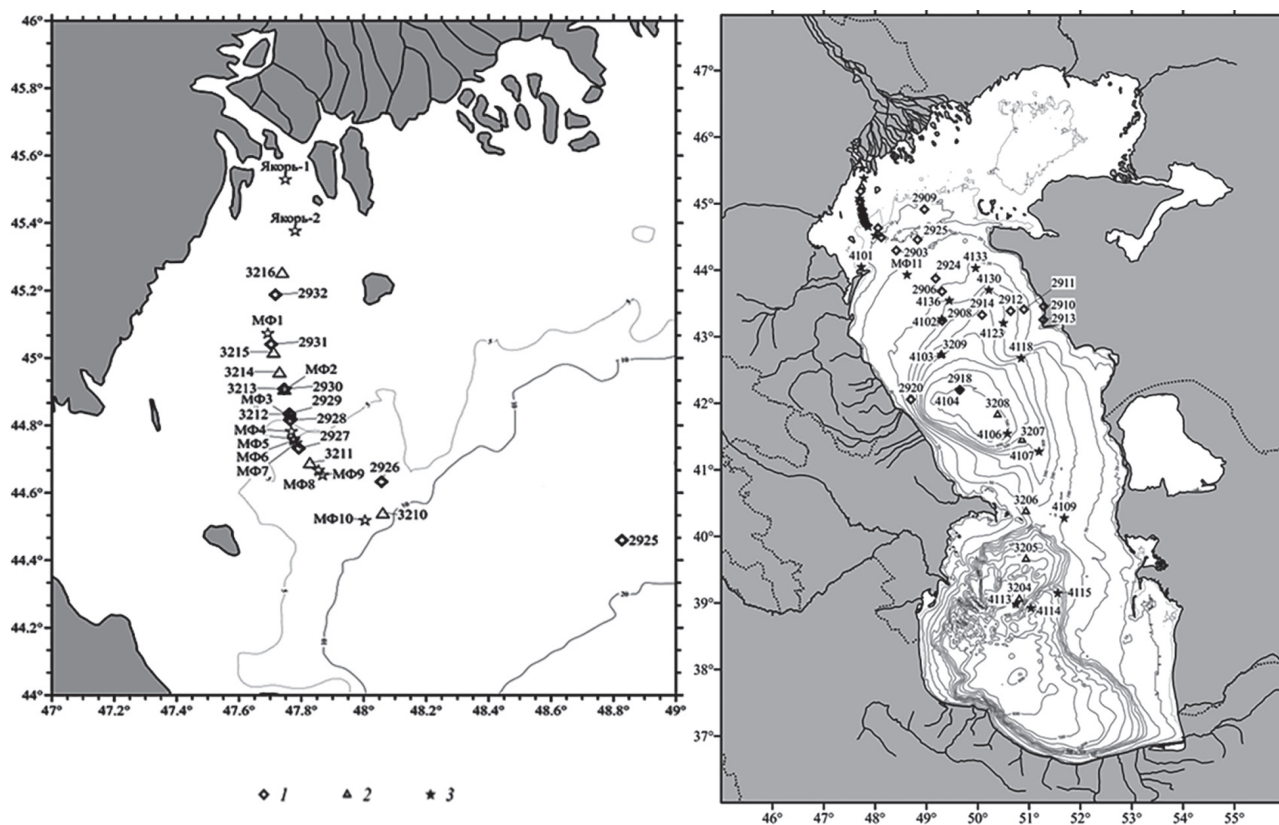
морских форм вследствие пониженной солёности, имеется много свободных экологических ниш [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. Это позволяет чужеродным видам закрепиться в сообществе, а некоторым из них даже занять доминирующее положение [Карпинский, 2009, 2010]. Очевидно, что подобные изменения в структуре лидирующего комплекса видов инициируются изменением факторов среды, среди которых солёность и основные элементы питания имеют определяющее значение. Снижение концентрации неорганических форм азота и фосфора – основных биогенных элементов – и увеличение концентрации их органических форм [Барсукова, 1971] – один из главных факторов трансформации фитопланктона каспийской экосистемы.

Информация о новых для моря видах диатомовых водорослей *Cerataulina pelagica*, *Pseudo-nitzschia seriata* и *Chaetoceros peruvianus* появилась в научной литературе начала 2000-х гг. [Санина и др., 2000; Ардабьева, Татаринцева, 2000; Карпинский, 2009, 2010; Паутова и др., 2015, 2017]. В ходе дальнейших исследований было установлено, что данные виды стали доминантами фитопланктона Среднего Каспия [Pautova et al., 2019], придя на смену традиционным доминантам *Dactyliosolen fragilissimus* и *Prorocentrum cordatum*. Одновременно с этим резко снизилась численность диатомеи *P. calcar-avis*, преобладавшей в каспийском фитопланктоне после её вселения в водоём в 1930-е гг. [Карпинский, 2010].

Целью настоящей работы было исследование пространственно-временного распределения видов-вселенцев *C. pelagica*, *P. seriata* и *C. peruvianus* в Северном, Среднем и Южном Каспии и их роли в формировании биомассы каспийского фитопланктона в осенний период 2008–2009 и 2012 гг.

## Материалы и методы

Материалом для исследования послужили пробы фитопланктона, собранные в 29-м, 32-м и 41-м рейсах НИС «Рифт» в ноябре 2008, сентябре 2009 и октябре 2012 гг. на транскаспийских широтных и меридиональных разрезах в Среднем и Южном Каспии, а



**Рис. 1. а.** Картограмма станций отбора проб воды в комплексных экспедициях НИС «Рифт» на разрезе «река – море» в Северном Каспии (1 – ноябрь 2008 г., 29-й рейс, ст. 2926–2932; 2 – сентябрь 2009 г., 32-й рейс, ст. 3210–3216; 3 – октябрь 2012 г., 41-й рейс, ст. МФ1–МФ10). **б.** Картограмма станций отбора проб воды в комплексных экспедициях НИС «Рифт» в Среднем и Южном Каспии: 1 – 29-й рейс, 7–22 ноября 2008 г. ст. 2911–2925; 2 – 32-й рейс, 7–16 сентября 2009 г., ст. 3204–3209; 3 – 41-й рейс, 5 октября – 4 ноября 2012 г., ст. 4101–4136.

также на субмеридиональном разрезе от дельты р. Волги через зону смешения волжских и среднекаспийских вод (область маргинального фильтра) в Северном Каспии (рис. 1а и 1б).

В мелководной зоне Северного Каспия пробы отбирали в поверхностном слое моря в поле солёности от 0.2 до 10.6 ПЕС. В глубоководных районах Северного и Южного Каспия отбор проб проводили до максимальных глубин с помощью 10-литровых батометров Нискина после предварительного СТД-зондирования (Itronaut Ocean 316 и SBE19+) с учётом профилей флуориметрии и нефелометрии [Амбросимов и др., 2011]. Кроме того, использовались данные зонда-прозрачномера ПУМ-А (прозрачномер универсальный малогабаритный автономный) производства ИО РАН: длина волны измерения 530 нм, точность измерения показателя ослабления света взвесью ( $k_d$ )  $0.02 \text{ м}^{-1}$ .

Пробы фитопланктона фиксировались 40%-м раствором формальдегида до конеч-

ной концентрации в пробе 1% и сгущались методом декантирования [Киселёв, 1967]. Всего собрано и обработано более ста проб осеннего фитопланктона. Определение видов и подсчёт числа клеток проводили в счётных камерах Нажотта объёмом 0.05 мл (для нанопланктона) и Наумана объёмом 1.0 мл (для микропланктона) под световым микроскопом «Эргавал» при увеличении  $16 \times 10$  и  $16 \times 40$ . К группе мелких флагаелл относили одноклеточные водоросли неустановленной систематической принадлежности, учитывались клетки размером свыше 4 мкм. Биомассу рассчитывали методом «истинного объёма» [Киселёв, 1967; Hillebrand et al., 1999], соотнося форму клетки с одной из геометрических фигур (цилиндром, шаром, эллипсоидом вращения). Биомасса выражалась в единицах сырого веса ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) и единицах углерода ( $\text{мг С}/\text{м}^3$ ). Пересчёт сырой биомассы в углеродные единицы был выполнен с использованием формулы, которая учитывает

систематическую принадлежность водорослей [Menden-Deuer, Lessard, 2000]. Номенклатура приводится по Tomas [1997], Thronsen et al. [2003], и World Register of Marine Species [2022]. Экологическая характеристика дана по [Левшакова, 1971; Левшакова и др., 1985]. За уровень цветения принята численность клеток  $1.0 \times 10^6$  кл/л или 1 г сырой биомассы/м<sup>3</sup> [Turrell, Merico, 2004].

Прямые определения концентрации хлорофилла «а» (~200 проб) проводились флуориметрическим методом (с экстрагированием в 90%-м ацетоне) с помощью лабораторного флуориметра Trilogy версии 1.1 (Turner Designs, США) по методике [Arar, Collins, 1997]. Калибровка прибора выполнена при помощи стандарта – порошка хлорофилла «а» (*Anacystis indulans algae*, C6144, Sigma–Aldrich).

Суточные значения поверхностной ФАР, выраженные общим числом квантов (Эйнштейн · м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>), доступны как стандартный продукт на сайте НАСА [NASA..., 2022].

Глубину фотического слоя определяли, используя экспоненциальный закон изменения освещённости с глубиной [Kirk, 2011]:

$$E_z = E_0 \exp(-zk_d)$$

$k_d$  – средний от поверхности до глубины  $z$  коэффициент ослабления света (м<sup>-1</sup>),  $E_z$  и  $E_0$ , соответственно, освещённость на глубине и на поверхности (Эйнштейн · м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>). Изменение коэффициента ослабления света регистрировали с помощью зонда-прозрачномера ПУМ-А только в октябре 2012 г. В данной статье глубиной фотического слоя принималась та глубина, где освещённость составляет 0.1% от поверхностной.

Влияние солёности на биомассу видов-вселенцев изучали с помощью вычисле-

ния коэффициентов корреляции Пирсона с учётом 5%-го уровня значимости.

## Результаты

### Условия среды

В осенний период освещённость на поверхности моря (ФАР) снижалась по сравнению с летним периодом практически в 2 раза (табл. 1). Расположенный на глубине 26–30 м сезонный термоклин сохранялся в Среднем и Южном Каспии до конца октября. Температура воды на поверхности в Среднем Каспии в конце октября составляла 16–18 °С, в Южном повышалась до 22 °С (табл. 2). Коэффициент ослабления света на станции 4101 был более чем на порядок выше по сравнению с остальными станциями этого рейса. Глубина фотической зоны на этой станции составляла всего 70 см, на остальных станциях изменялась от 9 до 11.5 м.

В Северном Каспии по направлению от дельты Волги к Среднему Каспию солёность изменялась в пределах от 0.2 до 10, в Среднем Каспии – от 10 до 11 (минимальная отмечалась в зоне влияния волжских вод у западного побережья). Максимальная солёность зафиксирована в центральной части Южного Каспия (13).

### Фитопланктон

В сентябре (2009 г.) в северной части Среднего Каспия биомасса фитопланктона была невелика (табл. 3). Основу её составляли мелкие флагаеллы неустановленной систематической принадлежности, относящиеся к размерной фракции 4–10 мкм, и динофлагаеллы. По направлению на юг биомасса возрастала, достигая максимума у южного края Дербентской впадины. Основу

Таблица 1. Дневные экспозиции ФАР (Эйнштейн·м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>) в Каспийском море

Экспедиция: НИС, рейс	Район моря	Месяц	Год	Дневная экспозиция ФАР
НИС «Рифт», 29	Средний	ноябрь	2008	~20
НИС «Рифт», 39	Средний, Южный	последняя декада мая – первая декада июня	2012	59–61
НИС «Рифт», 41	Средний, Южный	октябрь	2012	25–30

Примечание: данные по 32-му рейсу отсутствуют. Данные 39-го рейса взяты в качестве примера уровня поверхностной освещённости (ФАР) в летний период.



Таблица 2. Коэффициент ослабления света, глубина фотического слоя, температура в верхнем перемешанном слое (ВПС) и глубина залегания термоклина на станциях меридионального разреза в октябре 2012 г.

№ станции	$k_d, \text{м}^{-1}$	$z_{0.1\%}, \text{м}$	Температура ВПС, °С	$z_t, \text{м}$
4101	10.0	0.7	16.0	–
4102	0.68	10.2	17.5	28.4
4105	0.77	9.0	17.3	27.9
4106	0.68	10.2	18.8	26.1
4107	0.77	9.0	18.6	30.2
4113	0.60	11.5	21.9	29.9

биомассы создавали динофлагелляты из родов *Prorocentrum* и *Gonyaulax* при абсолютном доминировании *Prorocentrum micans*. Максимальная для сентября биомасса фитопланктона отмечена на Апшеронском пороге при доминировании *P. micans*. В южной части моря, в центре Южно-Каспийской впадины, биомасса сообщества была значительно ниже. Доминировала всё та же динофлагеллята *P. micans* (табл. 4).

В сентябре в открытых водах Среднего Каспия и на Апшеронском пороге развивался вид-вселенец – морская центрическая диатомея *Chaetoceros peruvianus*, максимальная численность которой отмечена на Апшеронском пороге в поверхностном слое воды (табл. 4). При этом, на станциях, располагавшихся в Среднем Каспии, эта величина была на порядок ниже. Наибольшая численность данного вида была характерна для станций с наиболее

Таблица 3. Вклад водорослей различных систематических и размерных групп (%) в биомассу фитопланктона в осенний период (горизонт 0–1 м)

Номер станции	Глубина, м	Акватория Каспия	Хлорофилл «а», мг/м <sup>3</sup>	Общая биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Диатомовые	Динофлагелляты	Цианобактерии	Зелёные	Мелкие флагелляты
Сентябрь 2009									
3204	1000	Южный	-	91.6	0	88.8	0.5	0.26	6.4
3206	100	Апшеронский порог	-	611.7	1.6	72.8	1.4	0.3	21.3
3207	500	Средний	-	386.7	0.7	70.0	1.9	18.4	1.4
3209	400	Средний	-	151.2	2.0	32.8	1.0	0.9	43.2
Октябрь 2012									
МФ-1	5	Северный	-	196 000.0	30.6	0	68.5	0	0.18
4101	7	Северный	29.69	19 426.0	76.0	1.6	18.0	0	0.8
4102	95	Средний	1.33	51.3	14.7	73.8	0.2	0	11.0
4103	390	Средний	1.68	70.3	77.7	19.6	0	0	2.4
4104	730	Средний	1.21	56.3	10.1	59.0	0	3.8	11.8
4106	690	Средний	1.33	72.4	18.2	67.5	0.6	2.1	6.5
4107	420	Средний	1.23	427.0	1.7	95.1	0	0.8	2.2
4109	103	Апшеронский порог	1.18	11.0	2.2	51.6	0.1	12.8	26.9
4113	1005	Южный	0.72	9.1	0	64.7	0	0.8	16.1
4114	824	Южный	1.12	9.0	7.25	82.9	0	1.9	6.4
4115	515	Южный	0.41	23.4	0	30.8	0	36.0	25.5
Ноябрь 2008									
2911	74.5	Средний	4.26	1673.1	75.1	10.7	0.1	0	11.1
2920	110	Средний	3.04	2628.6	69.2	7.0	14.6	0	7.0
2924	30	Средний	2.28	447.3	42.8	7.5	1.1	0.2	38.4
2925	20	Северный	6.07	3009.0	55.3	0.6	40.3	0	2.2

Таблица 4. Доминирующие виды фитопланктона Среднего и Южного Каспия в поверхностном слое (0–1 м, в отдельных пробах до 24 м) в осенний период.

Район моря	Вид	Численность, кл/л	Номер станции, горизонт, м	Акватория
Сентябрь 2009 г.				
Средний Каспий Prorocentrum micans	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	$2.4 \times 10^4$	3207	Южная часть Дербентской впадины
	<i>Prorocentrum micans</i>	$8.0 \times 10^3$	3207	Южная часть Дербентской впадины
Южный Каспий	<i>Prorocentrum micans</i>	$1.9 \times 10^3$	3204	Центральная часть Южно-Каспийской впадины
Апшеронский порог	<i>Lyngbya limnetica</i>	$1.7 \times 10^5$	3206	Центральная часть
	<i>Chaetoceros peruvianus</i> *	$1.6 \times 10^4$	3206	
	<i>Prorocentrum micans</i>	$1.0 \times 10^4$	3206	
Октябрь 2012 г.				
Средний Каспий	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	$4.5 \times 10^4$	4103	Западная часть
	<i>Binuclearia lauterbornii</i>	$3.2 \times 10^4$	4104	Западная часть
	<i>Chaetoceros peruvianus</i> *	$1.6 \times 10^4$	4118	Восточная часть
	<i>Lyngbya limnetica</i>	$4.5 \times 10^6$	4106,24	Центральная часть Дербентской впадины
	<i>Pleurosigma</i> sp.	$3.4 \times 10^5$	4106,24	
Южный Каспий	<i>Binuclearia lauterbornii</i>	$4.0 \times 10^4$	4115	Центральная часть Южно-Каспийской впадины
Апшеронский порог	<i>Binuclearia lauterbornii</i>	$2.0 \times 10^4$	4109	Центральная часть
Ноябрь 2008 г.				
Средний Каспий	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	$2.8 \times 10^6$	2920	Западная часть
	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> *	$1.4 \times 10^5$	2920	Западная часть
	<i>Lyngbya limnetica</i>	$1.6 \times 10^5$	2920	Западная часть
	<i>Prorocentrum micans</i>	$6.2 \times 10^4$	2920	Западная часть
	<i>Chaetoceros peruvianus</i> *	$2.3 \times 10^5$	2911	Восточная часть
	<i>Skeletonema costatum</i>	$2.5 \times 10^5$	2924	Северная часть
	<i>Cerataulina pelagica</i> *	$1.3 \times 10^5$	2925	Северная часть

Примечание: \* – виды-вселенцы.

высоким уровнем общей биомассы фитопланктона. В водах Южного Каспия в сентябре 2009 г. видов-вселенцев не обнаружено (табл. 5).

В октябре (2012 г.) структура планктонных фитоценозов была исследована на транскаспийских разрезах в Среднем и Южном Каспии и на 12 станциях в центральной и западной части Северного Каспия (рис. 1а, 1б). В период исследований основная масса планктонных водорослей находилась в верхнем 30-метровом слое воды над сезонным термоклином. В Среднем Каспии максимумы численности и биомассы наблюдали у поверхности, в Южном Каспии и на Апшеронском пороге – у верхней границы сезонного термоклина на глубине 25–30 м. В Среднем Каспии максимальная

биомасса фитопланктона была сопоставима с наблюдавшейся в этом районе в сентябре 2009 г. (табл. 3). Концентрация хлорофилла «а» была максимальной в поверхностном слое воды у северо-западного края Дербентской впадины при доминировании пениатной диатомеи *Thalassionema nitzschioides* (табл. 4). На всех остальных станциях разреза в слое 0–50 м в общей биомассе доминировали динофлагелляты, основную роль, как и в сентябре, играл *Prorocentrum micans*. В Южном Каспии и на Апшеронском пороге общая биомасса фитопланктона у поверхности воды была более чем на порядок ниже. Над сезонным термоклином биомасса увеличивалась. Также, как и в Среднем Каспии, основу биомассы здесь

Таблица 5. Численность (N, кл/л) и биомасса (B, мг/м<sup>3</sup>) видов-вселенцев в осенний период 2008, 2009 и 2012 гг. и их вклад (%) в общую биомассу фитопланктона

№ станции, горизонт, м	<i>C. peruvianus</i>		<i>P. seriata</i>		<i>C. pelagica</i>	
	N	B/%	N	B/%	N	B/%
2008 г.						
<u>2911</u> 0	234 000	<u>819.0</u> 49%	49 900	<u>334.0</u> 20%	195	1.1
<u>2920</u> 0	138 000	<u>483.0</u> 18%	138 000	<u>925</u> 35%	544	2.99
<u>2920</u> 3	76 800	<u>268.0</u> 21.2%	96 000	<u>643.0</u> 50.8%	72	0.4
<u>2920</u> 10	39 600	<u>138.6</u> 7.0%	70 400	<u>472.0</u> 22%	4400	24.2
<u>2920</u> 35	4800	<u>16.8</u> 6.7%	14 400	<u>96.5</u> 38%	24	0.13
<u>2920</u> 50	1920	6.7	48	0.01	0	0
<u>2924</u> 0	1040	3.64	3100	<u>20.6</u> 4.6%	310	1.7
<u>2925</u> 0	9600	<u>33.6</u> 1.1%	76 800	<u>515.0</u> 17%	134 400	<u>740.0</u> 24.6%
<u>2926</u> 0	0	0	24 000	<u>161.0</u> 11%	8000	<u>44.0</u> 3.0%
<u>2927</u> 0	260	0.90	1040	7	260	1.4
<u>2928</u> 0	280	0.98	0	0	280	1.5
<u>2929</u> 0	260	0.90	10 400	69.7	0	0
<u>2930</u> 0	0	0	0	0	0	0
<u>2932</u> 0	0	0	0	0	0	0
2009 г.						
<u>3204</u> 0	0	0	0	0	0	0
<u>3206</u> 0	15 960	3.6	0	0	0	0
<u>3207</u> 0	6000	1.4	0	0	0	0
<u>3209</u> 0	76	0.1	0	0	0	0
2012 г.						
<u>4101</u> 0	0	0	0	0	0	0
<u>4102</u> 0	110	0	0	0	0	0
<u>4103</u> 0	32	0	0	0	0	0
<u>4104</u> 0	32	0	0	0	0	0
<u>4106</u> 0	12	0	0	0	0	0

составляли динофлагелляты и мелкие флагелляты (табл. 3). Из других видов, имевших существенное значение в формировании количественных показателей фитоценозов, следует отметить солоноватоводно-пресноводную зелёную водоросль *Binuclearia lauterbornii*, которая присутствовала на всех станциях вплоть до глубины 840 м, достигая максимальной численности в сезонном термоклине и создавая треть от общей сырой биомассы (табл. 4).

Из видов-вселенцев в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия в октябре 2012 г., так же, как и в сентябре 2009 г., отмечен только *Chaetoceros peruvianus* (табл. 5). Численность этого вида в слое 0–100 м была незначительна. Исключение составил рай-

он ветрового апвеллинга в восточной части Среднего Каспия, где она увеличивалась в верхнем 10-метровом слое воды.

В центральной части Северного Каспия (рис. 1а) общая биомасса фитопланктона была намного выше. Максимальная для октября биомасса фитопланктона отмечена при солёности 0.2 (табл. 3). Доминантами являлись пресноводные диатомеи *Melosira varians* и *Pleurosigma sp.* (по биомассе), а также цианобактерия *Microcystis pulvereae* (табл. 6). Второй пик биомассы был отмечен при солёности 5.4 при доминировании солоноватоводно-пресноводной диатомеи *Fragilaria construens* и вида-убиквиста – цианобактерии *Lyngbya limnetica* (табл. 3, табл. 6).

Таблица 6. Распределение доминирующих видов фитопланктона в поле солёности (зона «река – море», Северный Каспий, поверхностный слой 0–1 м)

Номер станции	Солёность, ПЕС	Название вида	Численность, кл/л	Экологическая характеристика
Сентябрь 2009 г				
<b>Пресноводный комплекс</b>				
3216	0.20	<i>Aulacoseira granulata</i>	$22 \times 10^6$	П
		<i>Stephanodiscus binderanus</i>	$2.4 \times 10^6$	П
		<i>Cyclotella caspia</i>	$1.3 \times 10^5$	С-П
<b>Солоноватоводно-пресноводный комплекс</b>				
3215	1.08	<i>Cyclotella caspia</i>	$4.5 \times 10^6$	С-П
		<i>Fragilaria construens</i>	$2.9 \times 10^6$	С-П
		<i>Cyclotella meneghiniana</i>	$2.7 \times 10^6$	С-П
		<i>Binuclearia lauterbornii</i>	$1.1 \times 10^6$	С-П
		<i>Stephanodiscus binderanus</i>	$2.7 \times 10^5$	С-П
3214	2.08	<i>Cyclotella caspia</i>	$6.5 \times 10^5$	С-П
		<i>Formidium sp.</i>	$2.5 \times 10^5$	С
		<i>Aulacoseira granulata</i>	$2.2 \times 10^5$	П
3213	3.03	<i>Formidium sp.</i>	$2.8 \times 10^6$	С
		<i>Aulacoseira granulata</i>	$9.0 \times 10^4$	П
		<i>Cyclotella meneghiniana</i>	$2.3 \times 10^4$	С-П
3212	4.07	<i>Lyngbya limnetica</i>	$2.4 \times 10^6$	УБ
		<i>Thalassiosira caspica</i>	$2.0 \times 10^4$	С-П
		<i>Fragilaria construens</i>	$1.5 \times 10^4$	С-П
<b>Солоноватоводно-морской комплекс</b>				
3211	5.60	<i>Lyngbya limnetica</i>	$7.2 \times 10^6$	УБ
		<i>Chaetoceros muelleri</i>	$2.4 \times 10^4$	С
		Динофлагелляты (7 видов)	единично	М
3210	8.40	<i>Lyngbya limnetica</i>	$2.4 \times 10^6$	УБ
		<i>Formidium sp.</i>	$1.6 \times 10^6$	С
		<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	единично	М
		Динофлагелляты (9 видов)	единично	М



Октябрь 2012 г.				
Пресноводный комплекс				
4101	0.20	<i>Melosira varians</i>	$1.2 \times 10^6$	П
		<i>Lyngbya limnetica</i>	$1.4 \times 10^6$	УБ
		<i>Fragilaria construens</i>	$5.8 \times 10^5$	С-П
		<i>Pleurosigma</i> sp.	$3.4 \times 10^5$	П
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	$3.8 \times 10^5$	П
МФ-1	0.22	<i>Melosira varians</i>	$1.4 \times 10^7$	П
		<i>Fragilaria construens</i>	$1.2 \times 10^6$	С-П
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	$3.2 \times 10^6$	П
		<i>Microcystis pulverea</i>	$1.1 \times 10^6$	П
Солоноватоводно-пресноводный комплекс				
МФ-6	5.40	<i>Fragilaria construens</i>	$1.0 \times 10^7$	С-П
		<i>Lyngbya limnetica</i>	$2.9 \times 10^6$	УБ
МФ-7	6.00	<i>Lyngbya limnetica</i>	$7.0 \times 10^6$	УБ
		<i>Fragilaria construens</i>	$7.5 \times 10^5$	С-П
		<i>Formidium</i> sp.	$9.0 \times 10^5$	С
МФ-8	7.40	<i>Lyngbya limnetica</i>	$9.5 \times 10^5$	УБ
		<i>Formidium</i> sp.	$5.0 \times 10^5$	С
МФ-9	8.00	<i>Fragilaria construens</i>	$7.0 \times 10^5$	С-П
		<i>Lyngbya limnetica</i>	$5.0 \times 10^5$	УБ
Солоноватоводно-морской комплекс				
МФ-10	9.70	<i>Lyngbya limnetica</i>	$7.5 \times 10^4$	УБ
		Динофлагелляты (2 вида)	единично	М
МФ-11	10.60	<i>Lyngbya limnetica</i>	$3.3 \times 10^3$	УБ
		Динофлагелляты (9 видов)	единично	М
Ноябрь 2008 г.				
Пресноводный комплекс				
2932	0.22	<i>Nitzschia</i> sp.	$1.1 \times 10^5$	П
		<i>Stephanodiscus binderanus</i>	$1.0 \times 10^4$	П
Солоноватоводно-пресноводный комплекс				
2930	4.07	<i>Fragilaria construens</i>	$3.1 \times 10^5$	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	$1.3 \times 10^5$	С-П
2929	5.01	<i>Fragilaria construens</i>	$4.2 \times 10^5$	С-П
		<i>Cyclotella caspia</i>	$2.9 \times 10^5$	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	$2.1 \times 10^5$	С-П
2928	5.80	<i>Fragilaria construens</i>	$2.0 \times 10^6$	С-П
		<i>Cyclotella caspia</i>	$8.0 \times 10^5$	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	$3.4 \times 10^5$	С-П
2927	7.00	<i>Fragilaria construens</i>	$4.2 \times 10^6$	С-П
		<i>Cyclotella caspia</i>	$8.8 \times 10^5$	С-П
		<i>Fragilaria pinnata</i>	$4.2 \times 10^5$	С-П
Солоноватоводно-морской комплекс				
2926	8.00	<i>Lyngbya limnetica</i>	$3.2 \times 10^5$	УБ
		<i>Thalassionema nitzschioides</i>	$1.2 \times 10^5$	М
2925	9.00	<i>Lyngbya limnetica</i>	$1.0 \times 10^6$	УБ
		<i>Thalassionema nitzschioides</i>	$3.0 \times 10^5$	М
		<i>Cerataulina pelagica</i> *	$1.3 \times 10^5$	М

2924	10.05	<i>Skeletonema costatum</i>	$2.5 \times 10^5$	М
------	-------	-----------------------------	-------------------	---

Примечание: П – пресноводные; С – солоноватоводные; С-П – солоноватоводно-пресноводные; УБ – убиквисты; М – морские; \* – виды-вселенцы.

В ноябре 2008 г. исследования проводились только в Северном и Среднем Каспии. В Среднем Каспии станции наблюдения располагались в шельфовой зоне над глубинами, не превышавшими 110 м. В ноябре общая биомасса фитопланктона была значительно выше, чем в сентябре – октябре, за счёт массового развития диатомовой компоненты. В западной части моря показатели биомассы в поверхностном слое воды соответствовали уровню цветения (табл. 3). Основу биомассы создавали виды-вселенцы *Pseudo-nitzschia seriata* и *Chaetoceros peruvianus* (табл. 4). Высокой численности достигали и аборигенные виды *Thalassionema nitzschioides* и *Skeletonema costatum*. Из прочих диатомей встречались вид-вселенец *Cerataulina pelagica* (табл. 5) и крупная *Pseudosolenia calcar-avis*, численность которой была максимальной на глубине 35 м. Из динофлагеллят наибольшего развития достигал *Prorocentrum micans*, создавая половину общей биомассы (табл. 4).

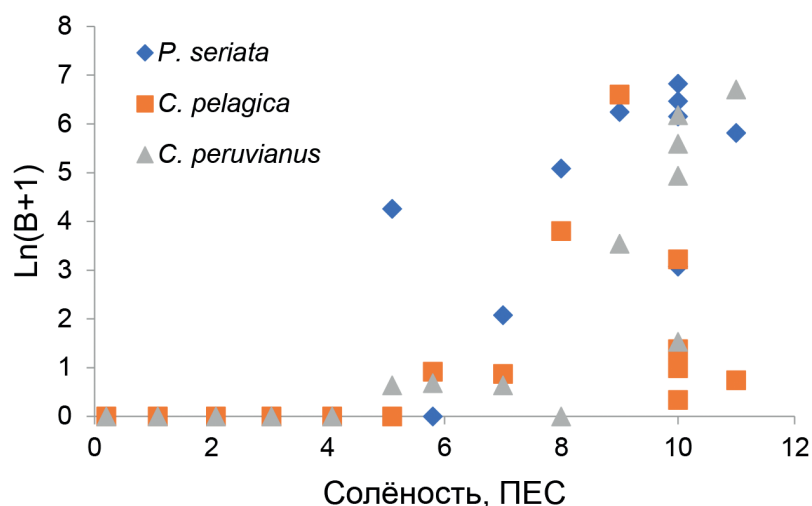
В восточной части моря в зоне сезонного ветрового апвеллинга биомасса фитопланктона была несколько ниже, но, тем не менее, также соответствовала уровню цветения (табл. 3). Основу биомассы формировал вид-вселенец *Chaetoceros peruvianus* (табл. 4). Существенный вклад в биомассу давала и *Pseudo-nitzschia seriata* (табл. 5). Ещё один вид-вселенец – *Cerataulina pelagica* – также был отмечен в составе фитопланктона. Здесь же определён и самый высокий для Среднего Каспия уровень хлорофилла «а» (табл. 3).

В северной части Среднего Каспия (южная граница зоны смешения речных и морских вод) основу биомассы создавали диатомовые водоросли и мелкие флагаелляты (табл. 3). Из диатомей наибольшей численности достигала *Skeletonema costatum* (табл. 4). В небольших количествах присутствовали виды-вселенцы (*Chaetoceros peruvianus*, *Pseudo-nitzschia seriata*, *Cerataulina pelagica*) (табл. 5). Из прочих видов диатомовых следует отметить аборигенный вид – крупноклеточную центрическую диатомею *Coscinodiscus perforatus*.

ригенный вид – крупноклеточную центрическую диатомею *Coscinodiscus perforatus*.

В Северном Каспии на субмеридиональном разрезе через зону смешения «река – море» в поле солёности 0.2–9.0 исследована видовая и количественная структура планктонных фитоценозов разного типа: пресноводных, солоноватоводно-пресноводных и солоноватоводно-морских (табл. 6). Наибольший уровень биомассы фитопланктона отмечен при солёности 5.8–7.0. Здесь доминировали солоноватоводно-пресноводные диатомеи. Основу общей биомассы формировали *Fragilaria construens* и *Cyclotella caspia* (табл. 6). При повышении солёности до 8–9 по направлению на юг к Среднему Каспию в фитоценозе по численности начал доминировать морской аборигенный вид *Thalassionema nitzschioides* и вид-вселенец *Cerataulina pelagica* (табл. 6). Основу биомассы составлял эвригалинный вид – цианобактерия *Lytgbya limnetica*. В этом диапазоне солёности общая биомасса сообщества была значительно ниже. Сходные значения показателей биомассы были характерны и для станций, располагавшихся в распреснённой зоне с солёностью ниже 5.0. Здесь основу биомассы создавали пресноводные виды диатомовых из родов *Nitzschia* и *Stephanodiscus* и солоноватоводные диатомеи из родов *Fragilaria* и *Cyclotella* (табл. 6). Распространение морских видов диатомовых *Pseudosolenia calcar-avis*, *Skeletonema costatum* и динофлагеллят из родов *Prorocentrum* и *Gonyaulax* на север, ограничивалось солёностью 5.0. Однако, пеннатная диатомея *T. nitzschioides* отмечена при солёности 4.07.

Распределение видов *Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata* в Северном и Среднем Каспии свидетельствует о том, что все они достигали максимального развития при солёности свыше 8.0 в наиболее мористой части области маргинального фильтра (рис. 2). Природным барьером, ограничивающим распро-



**Рис. 2.** Распределение логарифма биомассы ( $\ln(B+1)$ ) видов-вселенцев *Chaetoceros peruvianus*, *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica* в поле солёности.

странение видов-вселенцев на север, также как и для аборигенных морских видов, была солёность 5.0. Данные статистического анализа свидетельствуют о том, что выше этого порога биомасса *C. peruvianus* и *P. seriata* хорошо коррелирует с солёностью (коэффициенты корреляции 0.81 и 0.77,  $p=0.002$  и  $0.005$ , соответственно). Биомасса *C. pelagica* определяется солёностью не столь отчётливо (коэффициент корреляции 0.18,  $p=0.6$ ).

### Обсуждение результатов

В мористой части устьевой области р. Волги структура планктонных фитоценозов определяется градиентом солёности, что характерно для устьевых экосистем [Carstensen et al., 2015; Cloern et al., 2017]. Наибольшая продуктивность характерна для пресноводного района с максимумом биомассы при солёности 0.2. Биомасса формируется исключительно за счёт пресноводных водорослей *Aulacoseira granulata* и *Stephanodiscus binderanus*. Столь высокая биомасса определяет очень малую глубину фотической зоны вследствие затенения. Результаты проведённых нами исследований позволяют полагать, что область маргинального фильтра (граница «река – море») в Северном Каспии также является одним из наиболее продуктивных районов моря. В осенний период показатели сырой биомассы фитопланктона здесь достигали максимума. Пики численности и биомассы были приурочены к солёностным

фронтальным зонам и соответствовали первой и второй ступеням маргинального фильтра [Лукашин и др., 2019].

В отличие от этого района, в Среднем и Южном Каспии структура фитопланктона в первой половине осени определяется наличием глубоководного сезонного термоклина, препятствующего поступлению биогенных элементов в фотическую зону. При этом глубина фотической зоны значительно меньше глубины залегания сезонного термоклина из-за низкой прозрачности воды. В связи с этим в сентябре – октябре показатели общей биомассы фитопланктона невелики. Максимальных величин они достигают в глубоководной части Среднего Каспия и отличаются достаточной стабильностью. В глубоководной Южно-Каспийской впадине общая биомасса сообщества в первой половине осени на два порядка меньше. Основной вклад в биомассу фитопланктона глубоководных районов Среднего и Южного Каспия вносят динофлагелляты. Доминирующим видом динофлагеллят является миксотрофная водоросль *Prorocentrum micans* (в отдельных случаях *Gonyaulax polygramma*).

На фоне незначительного развития диатомовой компоненты присутствие диатомовых видов-вселенцев в фитопланктоне открытых вод было слабо выражено. Только один вид – *Chaetoceros peruvianus* – единично встречался по всей исследованной акватории в верхнем 30-метровом слое воды. Тем

не менее, его присутствие в фитопланктоне Южного Каспия и на Апшеронском пороге, впервые зарегистрированное нами, свидетельствует о расширении ареала этого вида, ранее отмеченного только в Среднем Каспии. Первые данные о появлении *C. peruvianus* в Каспийском море относятся к 2001–2002 гг., когда вид был обнаружен в составе зимне-весенних фитоценозов западной части Среднего Каспия [Татаринцева, личное сообщение; Pautova et al., 2019]. Массового развития все три вида-вселенца достигали в ноябре. С началом осенней конвекции, приводящей к разрушению сезонного термоклина и поступлению питательных элементов из глубинных горизонтов в верхний освещённый продуцирующий слой, начинается осеннее цветение фитопланктона. В шельфовых водах Среднего Каспия в ноябре 2008 г. биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла «а» возрастали до уровня цветения как в восточной, так и в западной частях моря при абсолютном доминировании диатомей. При этом вклад видов-вселенцев *C. peruvianus* (восточная часть моря) и *Pseudo-nitzschia. seriata* (западная часть моря) в общую биомассу фитопланктона был определяющим (табл. 6). Это свидетельствует о том, что данные виды вошли в состав доминант каспийского фитопланктона. Таким образом, можно констатировать изменение структуры планктонных фитоценозов в Среднем Каспии на уровне лидирующего комплекса видов.

Вид-вселенец *Cerataulina pelagica* создавал четвертую часть общей биомассы фитопланктона в мористой части области маргинального фильтра вблизи северной границы Среднего Каспия при солёности 9.0. Следует отметить, что относительно низкая солёность не являлась препятствием для всех трёх вышеуказанных видов к проникновению в Северный Каспий. Так *Pseudo-nitzschia seriata* и *Chaetoceros peruvianus* обнаружены в водах с солёностью 5.01, а *C. pelagica* ещё встречалась при солёности 5.8. Присутствие их в зоне смешения речных и морских вод ограничивалось солёностью 5.0. Это свидетельствует о высокой пластичности данных видов, позволяющей им успешно приспосабливаться к новым условиям среды.

Корреляционная связь между биомассой видов-вселенцев *Chaetoceros peruvianus* и *Pseudo-nitzschia seriata* и солёностью выше пороговых значений позволяет рассматривать солёность как важный регулирующий фактор их пространственного распределения. Вид-вселенец *Cerataulina pelagica* не демонстрирует такой связи, что говорит о существовании другого фактора, лимитирующего рост данного вида.

*Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata* являются вселенцами из Чёрного моря и, вероятно, случайно интродуцированы в Каспийское с балластными водами. До зарегулирования стока рек, впадающих в западную часть Чёрного моря, *C. peruvianus* являлся типичным представителем черноморского фитопланктона, достигая значительной численности в весенне-осенний период в прибрежной зоне [Прошкина-Лавренко, 1955]. Диатомей *P. seriata* и *C. pelagica* были ведущими формами черноморского фитопланктона в 1970–1980-е гг. В настоящее время *C. peruvianus* и *P. seriata* в небольших количествах встречаются вдоль кавказского побережья от Сочи до Геленджика, а *C. pelagica* периодически даёт здесь вспышки численности на участках шельфа, подверженных влиянию сточных вод [наши неопубликованные данные]. Примером массового развития черноморских динофлагеллят в Каспийском море может служить цветение *Gonyaulax polygramma* в августе 2013 г. на ветровом апвеллинге в восточной части Среднего Каспия [Паутова и др., 2017].

Массовое развитие черноморских видов-вселенцев в Каспийском море происходит на фоне резкого снижения численности основных каспийских доминант. Так, за весь период наших исследований, численность диатомей *Pseudosolenia calcar-avis* в осеннем фитопланктоне Каспийского моря была незначительной, достигая максимума в Северном Каспии (фронтальная зона с солёностью 5.0–5.8). Традиционные для моря доминанты – диатомея *Dactyliosolen fragilissimus* и динофлагеллята *Prorocentrum cordatum* – встречались в планктоне лишь единично.

Таким образом, можно заключить, что в последние 20 лет наблюдается трансформа-



ция планктонных фитоценозов Каспийского моря, что проявляется в замене аборигенных доминант на виды-вселенцы. Причиной этого могут служить серьёзные изменения в экосистеме моря, связанные, прежде всего, с изменением его уровня и трансформацией объёма и состава вещества речного стока.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность А.К. Амбросимову и всем участникам экспедиций НИС «Рифт» и НИС «Никифор Шуреков».

### Финансирование работы

Статья подготовлена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-05-50090). Работа выполнена в рамках госзадания (тема № 0128-2021-0009).

### 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

Амбросимов А.К., Лукашин В.Н., Буренков В.И. и др. Комплексные исследования системы Каспийского моря в 32-м рейсе научно-исследовательского судна «Рифт» // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 4. С. 751–757.

Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // *Морские гидробиологические исследования* / Отв. ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: ВНИРО, 2000. С. 22–38.

Барсукова Л.А. Многолетний биогенный сток р. Волги у г. Астрахани // *Труды КаспНИИРХа*. 1971. Т. 26. С. 42–53.

Биологическая продуктивность Каспийского моря. М.: Наука, 1974. 245 с.

Гинзбург А.И., Костяной А.Г. Тенденции изменений гидрометеорологических параметров Каспийского моря в современный период (1990-е – 2017 гг.) // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2018. Т. 15. № 7. С. 195–207. DOI: 10.21046/2070-7401-2018-15-7-195-207

Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Касимов А.М., Надиров С.Н., Гусейнова Г.Г. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в

прибрежных водах Азербайджана // *Российский журнал биологических инвазий*. 2016. № 2. С. 33–48.

Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // *Российский журнал биологических инвазий*. 2009. № 2. С. 2–8.

Карпинский М.Г. *Pseudosolenia calcar-avis* (Bacillariophyta, Centrophyceae) в Каспии // *Российский журнал биологических инвазий*. 2010. № 1. С. 2–11.

Киселёв И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 657 с.

Кравчишина М.Д., Новигатский А.Н., Политова Н.В., Зернова В.В., Мошаров С.А., Дара О.М., Клювиткин А.А. Исследование биогенной и абиогенной части взвеси дельты реки Волги в период весеннего половодья, май 2008 г. // *Водные ресурсы*. 2013. Т. 40. № 2. С. 151–164.

Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия // *Труды КаспНИРХа*. 1971. Т. 26. С. 67–82.

Левшакова В.Д., Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Фитопланктон и первичная продукция планктона // *Фауна и биологическая продуктивность. Каспийское море*. М.: Наука, 1985. С. 5–54. 2019.

Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 735–747.

Лукашин В.Н., Кравчишина М.Д., Клювиткин А.А., Новигатский А.Н., Политова Н.В. Геохимия взвешенного вещества в маргинальном фильтре реки Волги // *Океанология*. 2019. Т. 59. № 3. С. 421–432.

Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Востоков С.В. и др. Особенности вертикальной структуры летнего фитопланктона глубоководных районов Каспийского моря // *Доклады РАН*. 2015. Т. 462. № 4. С. 479–483.

Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Лисицын А.П. Феномен массового развития инвазивной потенциально токсичной динофлагелляты *Gonyaulax polygramma* в глубоководных районах Каспийского моря // *Доклады РАН*. 2017. Т. 474. № 2. С. 657–661. DOI: 10.1134/S1028334X17060071

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 223 с.

Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 291 с.

Санина Л.В., Лешакова В.Д., Татаринцева Т.А. Летний фитопланктон Среднего Каспия в период подъёма уровня моря и в сравнении с предшествующими годами // *Морские гидробиологические исследования* / Отв. ред. А.А. Нейман, М.И. Тарвердиева. М.: ВНИРО, 2000. С. 38–48.

Сапожников В.В., Мордасова Н.В., Метревели М.П. Трансформация экосистемы Каспийского моря в период опускания и подъёма уровня // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 4. С. 524–533.

Arar E.J., Collins G.B. Method 445.0. In vitro determination of chlorophyll “a” and pheophytin “a” in marine and freshwater algae by fluorescence. Revision 1.2. Cincinnati: U.S. Environmental Protection Agency, 1997. 22 p.



- Carstensen J., Klais, R. and Cloern J.E. Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: Seasonal patterns and key species // *Estuar. Coast. Shelf.* 2015. Vol. 162. P. 98–109. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.005>
- Chen J.L., Pekker T., Wilson C.R., Tapley B.D., Kostianoy A.G., Cretaux J.-F., Safarov E.S. Longterm Caspian Sea level change // *Geophysical Research Letters.* 2017. Vol. 44. P. 6993–7001. DOI: 10.1002/2017GL073958.
- Cloern J.E., Jassby A.D., Schraga T.S., Nejad E., Martin C. Ecosystem variability along the estuarine salinity gradient: Examples from long-term study of San Francisco Bay // *Limnol. Oceanogr.* 2017. Vol. 62. P. S272–S291. doi: 10.1002/lno.10537
- Finenko G.A., Kideys A.E., Anninsky B.E., et al. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community // *Marine Ecology Progress Series.* 2006. Vol. 314. P.171–185.
- Hillebrand H., Durselen C., Kirschtel D., Pollinger U. & Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *Journal of Phycology.* 1999. Vol. 35. P. 403–424.
- Gogorev R. Check-list for Caspian Sea phytoplankton // In: *Caspian Sea Biodiversity Project.* 2006 // ([http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian\\_phytoplankton.html](http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian_phytoplankton.html)). Проверено 12.04.2022.
- Kideys A.E., Shiganova T.A. Metodology for the *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea / *Caspian Environment Programme (CEP).* Baku, 2001.
- Kideys A.E., Roohi A., Eker-Develi E., Mélin F. and Beare D. Increased chlorophyll levels in the Southern Caspian Sea following an invasion of jellyfish // *Res. Lett. Ecol.* 2008. Article ID 185642. Doi: 10.1155/2008/185642.
- Kirk J.T.O. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems.* 3rd ed. New York: Cambridge University Press, 2011. 649 p
- Kosarev A.N. Physico-Geographical Conditions of the Caspian Sea // *The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry / Eds. Kostianoy A., Kosarev A.* Berlin; Heidelberg: Springer, 2005. Vol. 5. Pt. P. P. 5–31. DOI: [https://doi.org/10.1007/698\\_5\\_002](https://doi.org/10.1007/698_5_002).
- Kostianoy A.G., Ginzburg A.I. Lavrova Olga Yu., Lebedev S.A., Mityagina M.I., Sheremet N.A., Soloviev D.M. Comprehensive Satellite Monitoring of Caspian Sea Conditions // In: Barale V., Gade M. (eds). *Remote Sensing of the Asian Seas.* Springer International Publishing, Cham. 2019. P. 505-521. doi: 10.1007/978-3-319-94067-0\_28 ([https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-94067-0\\_28](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-94067-0_28)).
- Menden-Deuer S. and Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and of the protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45. P. 569–579.
- NASA, «Ocean Colour WEB» // (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). Проверено 12.04.2022.
- Panin G.N., Solomonova I.V., Vyruchalkina T.Yu. Regime of Water Balance Components of the Caspian Sea // *Vodnye Resursy.* 2014. Vol. 41 (5). P. 488–495. DOI: 10.1134/S0097807814050078
- Pautova L.A., Silkin V.A., Kravchishina M.D. and Vostokov S.V. The domination of invasive species in the present phytoplankton of the Caspian Sea. 42 Congress CIESM. Cascais, Portugal, 7–11 October 2019 // ([http://ciesm.org/marine/congresses/sessions\\_cascais.php#monday&03](http://ciesm.org/marine/congresses/sessions_cascais.php#monday&03)). Проверено 12.04.2022.
- Shiganova T. Biotic homogenization of inland seas of the ponto-caspian // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010. Vol. 41. P. 103–126.
- Thronsen J., Hasle G.R. and Tangen K. *Norsk kystplanktonflora.* Oslo: Almatel Forlag AS, 2003. 341 pp.
- Tomas C.R. (ed.) *Identifying marine phytoplankton.* San-Diego: Academic Press, 1997. 858 pp.
- Tyrrell T. and Merico A. *Emiliania huxleyi*: Bloom observations and the conditions that induce them // In: Thierstein H.R., Young J.R. (eds). *Coccolithophores: from molecular processes to global impact.* Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 75–97.
- World Register of Marine Species (WoRMS) // (<http://www.marinespecies.org>). Проверено 12.04.2022.

# INVASIVE SPECIES OF DIATOMS IN THE AUTUMN PHYTOPLANKTON OF THE CASPIAN SEA: THE ROLE IN THE FORMATION OF TOTAL BIOMASS AND DISTRIBUTION IN THE SALINITY GRADIENT

© 2022 Pautova L.A.\*, Kravchishina M.D.\*\*, Silkin V.A.\*\*\*, Klyuvitkin A.A., Artemiev V.A., Vazyulya S.V., Burenkov V.I.

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia  
e-mail: \*larisapautova@ocean.ru, \*\*kravchishina@ocean.ru, \*\*\*vsilkin@mail.ru

The phytoplankton structure in ecologically diverse areas of the sea and the role of marine invasive species in the formation of the community were studied on the meridional and latitudinal trans-Caspian sections in the autumn period of 2008, 2009, and 2012. It was established that the transformation of the phytoplankton community continues in the Caspian Sea, associated with the entry of the Black Sea diatoms *Chaetoceros peruvianus*, *Cerataulina pelagica*, and *Pseudo-nitzschia seriata* into their composition. During the autumn bloom of phytoplankton in November 2008, the number of invasive species reached  $1.3\text{--}2.3 \times 10^5$  cells/L, *C. peruvianus* and *P. seriata* to the total weight biomass of the community reached 49–50%. The highest abundance of invasive species was recorded in the shelf areas of the Middle Caspian Sea in its eastern (*C. peruvianus*,  $2.3 \times 10^5$  cells/L), western (*P. seriata*,  $1.4 \times 10^5$  cells/L), and northern (*C. pelagica*,  $1.3 \times 10^5$  cells/L) parts. The north boundary of the distribution of these species in the Caspian Sea was the 5.0 isohaline, which coincided with the highly productive frontal zone (4.0–6.0) of the marginal filter of the Volga River. For the first time, it was shown that the *C. peruvianus* diatom was a part of the phytoplankton of the upper productive 25–30-meter water layer both in the Middle and in the Southern Caspian during the periods preceding the autumn bloom of phytoplankton (September–October). During that time the most considerable abundance of this species ( $1.6 \times 10^4$  cells/L) was recorded in the shallow areas on the Apsheron Sill and the eastern part of the Middle Caspian in the zone of coastal wind upwelling.

**Keywords:** phytoplankton, alien species, chlorophyll, biomass, salinity.