

Оригинальная статья / Original article

УДК 551.46, 574.52

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-112-124

## Фитопланктон Среднего Каспия: анализ изменений структуры сообщества за последние десятилетия

Сергей В. Востоков<sup>1</sup>, Лариса А. Паутова<sup>1</sup>, Инна В. Салинг<sup>1</sup>, Анастасия С. Востокова<sup>1</sup>, Джамиля А. Устарбекова<sup>2</sup>, Евгений Н. Лобачев<sup>2</sup>, Бехруз Абтахи<sup>3</sup>, Мехди Г. Шозаи<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН, Махачкала, Россия

<sup>3</sup>Факультет наук о жизни и биотехнологии, Университет имени Шахида Бехешти, Тегеран, Иран

<sup>4</sup>Факультет природных ресурсов и морских наук, Университет Тарбиат Модарес, Нур, Иран

### Контактное лицо

Сергей В. Востоков, к.б.н., ст. научный сотрудник, Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва; 117997 Россия, г. Москва, Нахимовский проспект, 36. Тел. +79096236875

Email [vostokov\\_s@mail.ru](mailto:vostokov_s@mail.ru)

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>

### Формат цитирования

Востоков С.В., Паутова Л.А., Салинг И.В., Востокова А.С., Устарбекова Д.А., Лобачев Е.Н., Абтахи Б., Шозаи М.Г. Фитопланктон Среднего Каспия: анализ изменений структуры сообщества за последние десятилетия // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17, N 3. С. 112-124. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-112-124

Получена 29 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 25 июля 2022 г.

Принята 15 августа 2022 г.

### Резюме

**Цель.** Анализ изменения количественных и структурных показателей фитопланктона в западной и центральной части Среднего Каспия за последние десятилетия, в том числе по данным дистанционного зондирования.

**Материал и методы.** Материал получен в 2004–2008 гг. и 2019–2022 гг. в различные сезоны года на 40 станциях в центральной и западной части Среднего Каспия. Пробы фитопланктона отбирали с 4–6 горизонтов. Всего проанализировано 300 проб фитопланктона. Определение видов и подсчет числа клеток проводили под световым микроскопом «Эргавал». В вопросах номенклатуры руководствовались WoRMS.

**Результаты.** В весенних фитоценозах исследованного района доминируют традиционных для Каспийского моря – диатомей *Cyclotella caspia* и динофлагелляты *Prorocentrum micans*. Максимум численности *C. caspia* ( $5,0 \times 10^4$  кл/л), фиксировался на глубинах 35–40 м. Летом максимум биомассы фитопланктона ( $2,2 \text{ г/м}^3$ ) отмечен в сезонном термоклине и формировался за счет мелких флагеллят и динофлагеллят. Биомасса фитопланктона в период зимних цветений достигала  $4,5\text{--}5,0 \text{ г/м}^3$  и определялась развитием диатомовых (до 96–99%). Зимние цветения формировались традиционными для моря видами диатомовых, так и видами-вселенцами *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica*.

**Заключение.** Показано, что в Среднем Каспии для зимнего и осеннего сезонов характерен высокопродуктивный статус. В январе–феврале, отмечаются периодические цветения диатомовых водорослей, что подтверждается спутниковыми данными и наблюдениями *in situ*. В летний период биомассу фитопланктона определяет массовое развитие динофлагеллят в слое сезонного термоклина, что не фиксируется дистанционными методами. В осеннем фитопланктоне основную роль играет диатомовая компонента, представленная в основном видами-вселенцами.

### Ключевые слова

Фитопланктон, дистанционное зондирование, диатомовые, виды-вселенцы, Средний Каспий.

# Phytoplankton of the middle Caspian Sea: analysis of changes in the structure of the community over the past decades

Sergey V. Vostokov<sup>1</sup>, Larisa A. Pautova<sup>1</sup>, Inna V. Saling<sup>1</sup>, Anastasia S. Vostokova<sup>1</sup>,  
Dzhamilya A. Ustarbekova<sup>2</sup>, Evgeny N. Lobachev<sup>2</sup>, Behrooz Abtahi<sup>3</sup> and Mehdi G. Shojaei<sup>4</sup>

<sup>1</sup>P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Caspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

<sup>3</sup>Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

<sup>4</sup>Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran

## Principal contact

Sergey V. Vostokov, Senior Scientist, Department of Biology, P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences; 36 Nakhimovsky Prospekt, Moscow, Russia 117997.

Tel. +79096236875

Email [vostokov\\_s@mail.ru](mailto:vostokov_s@mail.ru)

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>

## How to cite this article

Vostokov S.V., Pautova L.A., Saling I.V., Vostokova A.S., Ustarbekova D.A., Lobachev E.N., Abtahi B., Shojaei M.G. Phytoplankton of the middle Caspian Sea: analysis of changes in the structure of the community over the past decades. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 112–124. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-112-124

Received 29 June 2022

Revised 25 July 2022

Accepted 15 August 2022

## Abstract

**Aim.** Analysis of changes in quantitative and structural indicators of phytoplankton in the western and central part of the middle Caspian Sea over the past decades, including according to remote sensing data.

**Material and Methods.** The data was obtained in 2004–2008 and 2019–2022 at different seasons of the year at 40 stations in the central and western part of the middle Caspian Sea. Phytoplankton samples were taken from 4–6 layers. A total of 300 samples of phytoplankton were analyzed. Determination of species and counting of the number of cells was carried out under the “Ergaval” light microscope. WoRMS guided matters of nomenclature.

**Results.** The spring phytoplankton is dominated by the species traditional for the Caspian Sea – *Cyclotella caspia* diatoms and *Prorocentrum micans* dinoflagellates. The maximum abundance of *C. caspia* ( $5.0 \times 10^4$  cell/l) was recorded at depths of 35–40 m. In summer, the maximum phytoplankton biomass ( $2.2 \text{ g/m}^3$ ) was noted in the seasonal thermocline and was formed due to small flagellates and dinoflagellates. Phytoplankton biomass during winter blooms reached  $4.5\text{--}5.0 \text{ g/m}^3$  and was determined by the development of diatoms (up to 96–99%). Winter blooms were formed by the diatom species traditional for the sea, as well as by the *Pseudo-nitzschia seriata* and *Cerataulina pelagica* species.

**Conclusion.** It is shown that in the middle Caspian Sea, the winter and autumn seasons are characterized by a highly productive status. In January–February, periodic blooms of diatoms are observed, as confirmed by satellite data and *in situ* observations. In summer, phytoplankton biomass is determined by the mass development of dinoflagellates in the seasonal thermocline layer, which has not been recorded by remote methods. In the autumn phytoplankton the main role is played by the diatom component, represented mainly by alien species.

## Key Words

Phytoplankton, remote sensing, diatoms, dinoflagellates, alien species, Middle Caspian.

## ВВЕДЕНИЕ

Функционирование экосистемы Каспийского моря во многом определяется режимом речного стока [1-3]. Объем и химический состав речного стока влияет на первичное продукционное звено морской экосистемы, определяя структуру и функциональные характеристики фитопланктона. Особенно ярко это влияние проявляется в Северном Каспии и западной части Среднего Каспия [4-7]. В последние десятилетия, в связи с глобальными изменениями климата, увеличением антропогенной нагрузки и появлением инвазивных видов, наблюдается трансформация физико-химических условий морской среды. Как следствие, происходят существенные изменения в биотической компоненте экосистемы [8-15].

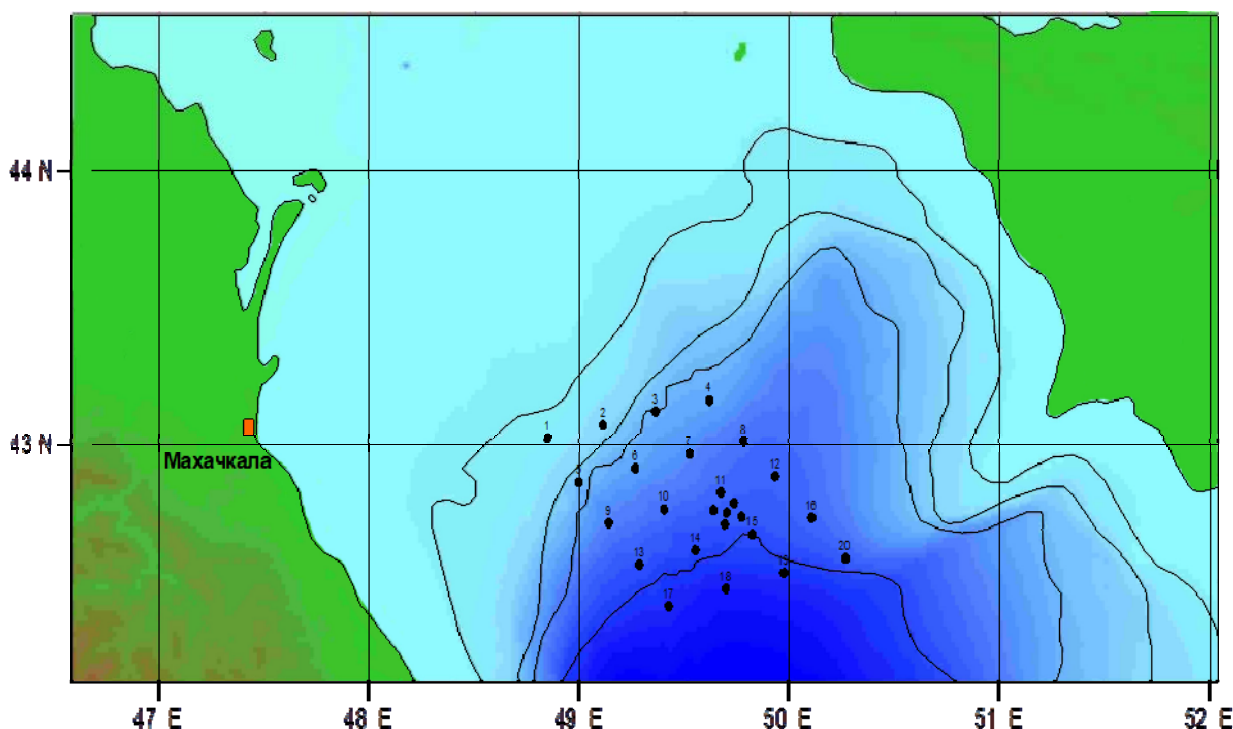
Исследования фитопланктона Среднего Каспия имеют давнюю историю [16-28]. Благодаря вкладу отечественных специалистов были определены фундаментальные основы формирования структуры и закономерности функционирования Каспийского фитопланктона, сукцессионные процессы, уровень продуктивности, доминирующие формы. Была изучена роль видов-вселенцев [29-35]. При этом исследования сезонной изменчивости фитопланктона немногочисленны и недостаточно обеспечены натурными наблюдениями. В последнее десятилетие известны единичные исследования фитопланктона Каспийского моря.

Применение данных спутникового зондирования [36-38] для исследования сезонных и многолетних изменений фитопланктона восполняет значительные пробелы в изучении динамики Каспийских фитоценозов и создает возможность привязать локальные наблюдения к общей экологической ситуации в море. Использование сравнительного материала [39-40] позволит изучить влияние климатических и антропогенных факторов на динамику хлорофилла в Каспийском море и оценить закономерности развития фитопланктона в современный период.

Целью настоящего исследования был анализ изменения количественных показателей фитопланктона в западной и центральной части Среднего Каспия за последние десятилетия, в том числе по данным дистанционного зондирования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы фитопланктона были собраны в различные сезоны года в периоды исследований 2004–2008 гг. и 2019–2022 гг. на 40 станциях в глубоководных районах Среднего Каспия и 17 станциях в западной части Российского сектора Среднего Каспия (рис. 1). Пробы отбирали пластиковыми батометрами (Ocean Test Equipment) с 3–6 горизонтов после предварительного CTD-зондирования профилографом Seabird 19 plus. В качестве фиксатора использовался 40% формалин, до конечной концентрации в пробе 1%. Всего обработано и проанализировано 300 проб фитопланктона.



**Рисунок 1.** Точки комплексных исследований фитопланктона в Среднем Каспии  
**Figure 1.** Stations of complex studies of phytoplankton in the middle Caspian Sea

Определение видов и подсчет числа клеток микропланктона проводили после сгущения проб до объема 50 мл под световым микроскопом «Эргавал» («Карл Цейс») в счетных камерах Наумана объемом 1,0 мл. Нано-фитопланктон учитывался в камерах

Нажотта объемом 0,05 мл. Учитывались водоросли всех систематических и размерных групп от 2 мкм и выше. В группу мелких флагеллат включали клетки неустановленной систематической принадлежности с линейными размерами 4–10 мкм. Биомассу опре-

деляли методом «истинного объема» [41], приравнивая клетку по конфигурации к геометрической фигуре (цилиндру, шару, эллипсоиду вращения). При пересчете единиц сырой биомассы в углеродные единицы использовали формулы для конкретной систематической группы [42]. В вопросах номенклатуры руководствовались WoRMS [43].

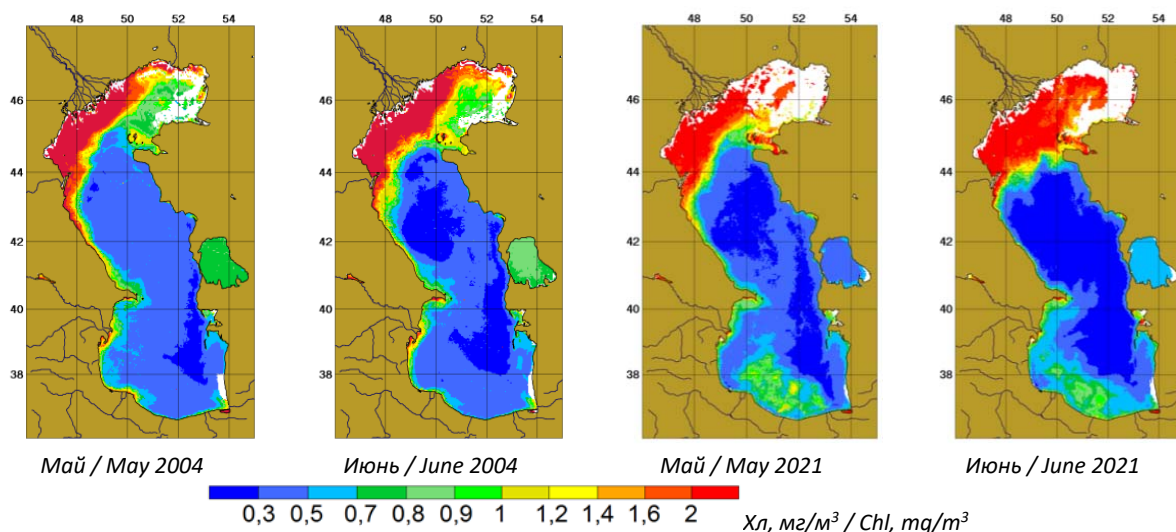
Для оценки изменчивости фитопланктона по концентрациям хлорофилла «а» были использованы данные сканеров цвета SeaWiFS (1998–2002 г.) и MODIS-Aqua (2002–2021 г.) второго уровня [44]. Исходные данные позволяют изучать изменчивость полей биооптических характеристик с дискретностью в один день с пространственным разрешением 1 км. Для решения поставленных задач был создан банк биооптических характеристик поверхности моря за период 1998–2021 гг. Для оценки концентрации хло-

рофилла «а» на акватории Каспийского моря использован региональный алгоритм, разработанный в ИО РАН [45]. Региональный алгоритм был верифицирован по данным предшествующих экспедиционных исследований и результатов контактных измерений в современный период.

## ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Весенний период

По спутниковым данным развитие фитопланктона в поверхностном слое в течение года характеризуется летним периодом стагнации, который начинается в мае (рис. 2), что подтверждается натурными наблюдениями. В этот период с мая по июль происходит поступательное обеднение поверхностного слоя, перестройка структуры и вертикального распределения фитопланктона.



**Рисунок 2.** Распределение хлорофилла «а» ( $\text{мг/м}^3$ ) в Каспийском море в период летней стагнации в развитии фитопланктона

**Figure 2.** Distribution of chlorophyll "a" ( $\text{mg/m}^3$ ) in the Caspian Sea during the summer stagnation in the development of phytoplankton

Сравнительный материал поздне-весеннего периода представлен данными собранными в мае 2004 и 2021 гг. В современный период (2021 г.) структура фитопланктона исследованного района в мае определялась формированием сезонного термоклина препятствующего вертикальному перемешиванию вод и пополнению поверхностного слоя биогенными элементами. Традиционная для моря мелкоклеточная диатомея *Cyclotella caspia*, формирующая зимне-весеннее цветение, оседала в нижние слои (45–50 м), где наблюдался максимум численности этого вида ( $1,6 \times 10^4$  кл/л). По числу видов в сообществе доминировали диатомеи и динофлагелляты (табл. 1).

В поверхностном слое воды весной отмечалась более поздняя стадия сукцессии фитопланктона с доминированием *Diplopsalis lenticula* и существенным развитием крупных диатомовых *Coscinodiscus perforatus* и *Cyclotella comta* (табл. 2). По числу видов в сообществе доминировали диатомеи и динофлагелляты (см. табл. 1).

Максимальный уровень биомассы в мае 2021 г. фиксировался в поверхностном слое воды и определялся динофлагеллятами (табл. 3). По срав-

нению с весенним периодом 2004 года максимальная биомасса фитопланктона была в 2 раза ниже. Исследования, проведенные в мае 2021 г., также свидетельствуют о доминировании в весенних фитоценозах исследованного района традиционных для моря форм – диатомеи *Cyclotella caspia* и динофлагелляты *Prorocentrum micans*. Максимум численности *C. caspia* ( $5,0 \times 10^4$  кл/л), как и в 2021 году, фиксировался на глубинах 35–40 м.

В мае 2004 г. доминирующими видами фитопланктона были диатомовые – вселенцы *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica*, формировавшие зимне-весеннее диатомовое цветение. Кроме того, к числу доминант по биомассе относилась крупная диатомея *Pseudosolenia calcaravis* ( $4,0 \times 10^4$  кл/л). Основная масса этих водорослей фиксировалась в слое сезонного термоклина на глубине 25 м. В поверхностном слое воды доминировали динофлагелляты ( $4,0 \times 10^5$  кл/л) прежде всего, традиционный для моря вид *Prorocentrum cordatum* (табл. 2). Высокая численность данного вида на 50% определяла максимум биомассы фитопланктона, соответствующий эвтрофным водам ( $1,1 \text{ г/м}^3$ , гор. 0 м).

**Таблица 1.** Таксономический состав фитопланктона (N – число видов; % – процент от общего числа видов)  
**Table 1.** Taxonomic composition of phytoplankton (N – number of species; % of the total number)

Год Year	Диатомовые Diatoms	Динофлагелляты Dinoflagellates	Синезеленые Blue-green	Зеленые Green	Криptomonады Cryptomonads	Эвглениовые Evglena	Кокколитофориды Coccolova	Золотистые Golden	Всего Total									
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%								
Весна / Spring																		
2004	21	48.8	14	32.6	0	0	2	4.7	1	2.3	0	0	7	1	2.3	43	100	
2021	11	44	32	44	4	16	2	8	0	0	0	0	0	0	0	25		
Лето / Summer																		
2004	22	29.7	30	40.5	11	14.9	5	6.8	2	2.7	2	2.7	0	0	1	1.3	74	100
2019	11	39.3	7	25	7	25	3	10.7	0	0	0	0	0	0	0	21	100	
Осень / Autumn																		
2004	22	37.9	24	41.4	5	8.6	3	5.2	1	1.7	0	0	3	7.1	0	58	100	
2020	16	55.2	6	20.7	3	10.4	2	6.9										
Зима / Winter																		
2005																		
2021	17	51.5	9	27.3	5	15.2	1	3	0	0	1	3	0	0	0	33	100	



Таблица 2. Доминирующие виды фитопланктона

Table 2. Dominant species of phytoplankton

Весна (май) Spring (May)	Лето (август) Summer (August)	Осень (октябрь) Autumn (October)	Зима (февраль) Winter (February)
2004	2004	2004	2008
<b>Доминанты</b> Dominant <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Pseudo-nitzschia seriata</i> , <i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	<b>Доминанты</b> Dominant <i>Gonyaulax spinifera</i> , <i>Chaetoceros peruvianus</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	<b>Доминанты</b> <b>мелкие флагелляты</b> Dominant small flagellates <i>Cyclotella caspia</i> , <i>Chaetoceros peruvianus</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i>	<b>Доминанты</b> Dominant <i>Cerataulina pelagica</i>
<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Chaetoceros peruvianus</i> <i>Cyclotella caspia</i>	<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Prorocentrum scutellum</i> , <i>Cryptomonas</i> sp.	<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Pseudosolenia calcar-avis</i>
2021	2019	2020	2021
<b>Доминанты</b> мелкие флагелляты Dominant small flagellates <i>Cyclotella caspia</i> , <i>Diplopsalis lenticular</i>	<b>Доминанты</b> Dominant <i>Lyngbya limnetica</i> , <i>Phormidium</i> sp., <i>Aphanizomenon flosaque</i>	<b>Доминанты</b> <b>мелкие флагелляты</b> Dominant small flagellates <i>Lyngbya limnetica</i> <i>Binuclearia lauterbornii</i>	<b>Доминанты</b> Dominant <i>Thalassionema nitzschioides</i> , <i>Cyclotella comta</i> , <i>Pseudo-nitzschia seriata</i> , <i>Cerataulina pelagica</i>
<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Cyclotella comta</i> , <i>Coscinodiscus perforates</i> , <i>Binuclearia lauterbornii</i> , <i>Phormidium</i> sp.	<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Phormidium</i> sp., <i>Anabaena spiroides</i> , <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Diplopsalis lenticular</i>	<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Chaetoceros peruvianus</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i> , <i>Cyclotella comta</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Phormidium</i> sp.	<b>Субдоминанты</b> Subdominant <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>Coscinodiscus perforates</i>

## Летний период

По спутниковым данным в августе начинается летне-осенний период вегетации фитопланктона, что отражается на распределении хлорофилла в поверхностном слое моря (рис. 3). Возрастание

концентраций ХЛ постепенно распространяется от западной части Среднего Каспия, в открытые районы моря. Сроки и интенсивность летне-осенней вегетации фитопланктона различаются от года к году.

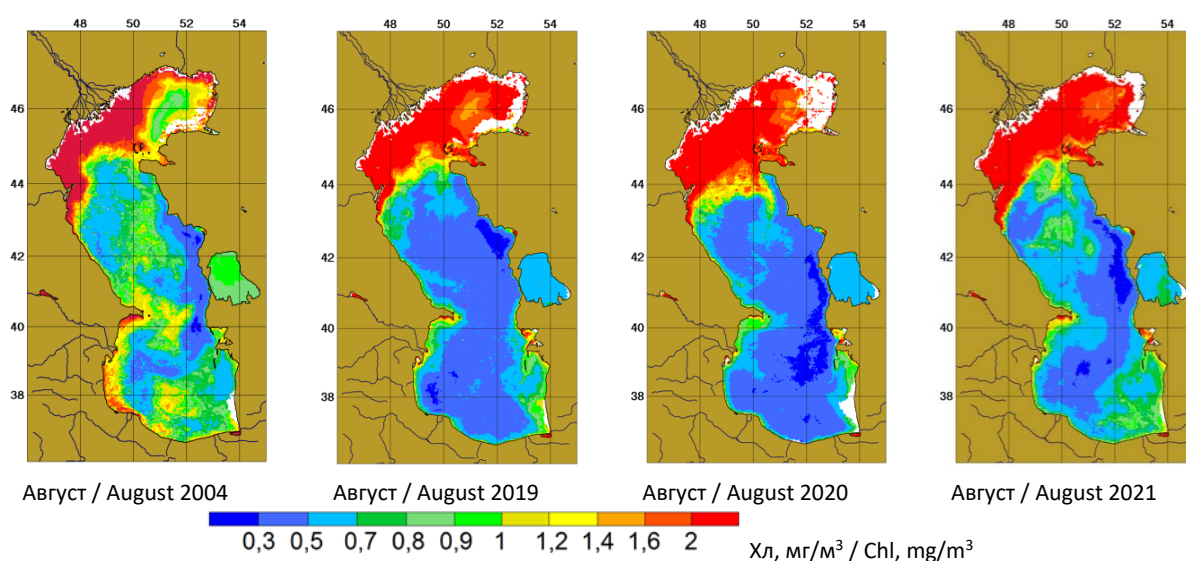


Рисунок 3. Среднемесячное распределение хлорофилла «а» (мг/м³) в поверхностном слое Каспийского моря в начале летне-осенней вегетации фитопланктона

Figure 3. Monthly averaged distribution of chlorophyll "a" (mg/m³) in the Caspian Sea during the summer-autumn vegetation of phytoplankton

**Таблица 3.** Максимальные значения общей биомассы фитопланктона  $B$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) и биомассы основных систематических и размерных групп, их вклад в общую биомассу (%) и глубина залегания максимума биомассы  $H$  (м)

**Table 3.** Maximum values of the total biomass of phytoplankton and biomass ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) of the main systematic and dimensional groups (%), their contribution to the total biomass and the depth of the maximum biomass (M)

Год Year	Диатомовые Diatoms	Дино-флагеллаты Dinoflagellates	Синезеленые Blue-green	Зеленые Green	Мелкие Жгутиковые Small flagellates	Пикопланктон Picoplankton	Общая Aggregate
	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %	$B$ $\text{мг}/\text{м}^3$ $\text{mg}/\text{m}^3$ %
<b>Весна / Spring</b>							
<b>2004</b>	$\frac{879}{84,3}$ 50 м	$\frac{534}{48,0}$ 0 м	0 0 м	0 0 м	$\frac{167,0}{15,0}$ 25 м	$\frac{115,2}{6,4}$ 0 м	1114 0 м
<b>2021</b>	$\frac{242}{39,5}$ 10 м	$\frac{369,0}{82,4}$ 0 м	$\frac{15,6}{8,2}$ 20 м	$\frac{1,9}{1,0}$ 20 м	$\frac{39,1}{28,6}$ 10 м	* 10 м	612 10 м
<b>Лето / Summer</b>							
<b>2004</b>	$\frac{17,0}{3,4}$ 0 м	$\frac{820,0}{65,0}$ 0 м	*	*	$\frac{1269,1}{56,0}$ 10 м	$\frac{51,4}{11,4}$ 0 м	2245 25 м
<b>2019</b>	$\frac{43,2}{43,8}$ 0 м	$\frac{15,3}{2,0}$ 5 м	$\frac{5207,2}{945}$ 45 м	0 45 м	$\frac{228,6}{29,2}$ 5 м	* 5 м	5500 45 м
<b>Осень / Autumn</b>							
<b>2004</b>	$\frac{566}{41,4}$ 25 м	$\frac{144,7}{8,7}$ 50 м	*	*	$\frac{441,3}{45,2}$ 50 м	$\frac{115,2}{14,2}$ 50 м	1124 0 м
<b>2020</b>	$\frac{22,7}{35,0}$ 30 м	$\frac{58,7}{34,0}$ 0 м	1623 74,0	$\frac{4,8}{3,0}$ 10 м	$\frac{94,2}{78,0}$ 10 м	* 10 м	282 0 м
<b>Зима / Winter</b>							
<b>2008</b>	$\frac{4900}{99,0}$ 0-50 м	*	*	*	*	*	5000 0-50 м
<b>2021</b>	$\frac{4600}{96,0}$ 0-47 м	$\frac{48,0}{2,4}$ 0 м	$\frac{16,4}{0,5}$ 7 м	$\frac{4,0}{0,1}$ 0 м	$\frac{128,0}{6}$ 47 м	* 47 м	4800 0-47 м

Примечание: \* – Отдельные клетки

Note: \* – separate cell

В современный период (август 2019), в северо-западной части Среднего Каспия, ведущая роль в формировании структуры фитопланктона принадлежала синезеленым водорослям *Lyngbya limnetica*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Phormidium* sp. (табл. 2). При этом максимальный уровень биомассы этих видов (до 5 г/м<sup>3</sup>) зафиксирован на глубинах 45–50 м. В поверхностном слое биомасса сообщества была невелика и определялась мелкими флагаеллятами неустановленной систематической принадлежности и диатомовыми, в том числе *P. calcar-avis* (табл. 2; табл. 3).

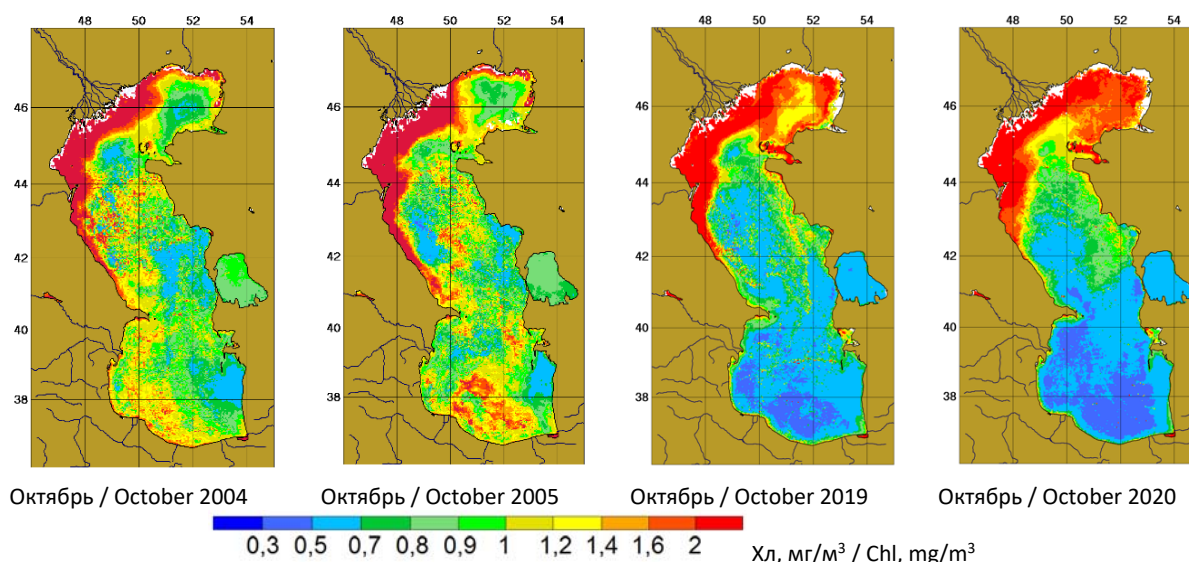
В августе 2004 года синезеленые водоросли в фитопланктоне развивались локально. В основном, это был один вид *Microcystis aeruginosa*. Основную роль играли динофлагелляты, и, прежде всего, *Gonyaulax spinifera*, максимальная численность которого была отмечена у поверхности воды, где вид создавал до 65% от общей биомассы. Максимум биомассы фитопланктона была отмечен в слое сезонного термоклина (2,2 г/м<sup>3</sup>, табл. 3) и формировался за счет мелких флагаеллят и динофлагеллят. В нижних горизонтах, под термоклином, до глубины 75 м локально встречались диатомовые и, прежде всего, вид – вселенец

*Chaetoceros peruvianus* (табл. 2), однако вклад диатомовых в общую биомассу был очень мал и не превышал 3% (табл. 3).

Таким образом, в летний сезон 2019–2021 гг. видовое разнообразие диатомовых и динофлагеллят оставалось на одном и том же уровне, от весны к лету несколько увеличивалось число видов синезеленых и зеленых водорослей. В начале лета 2004 г. неизменным оставалось только число видов диатомовых. Во всех остальных систематических группах число видов увеличивалось, особенно у динофлагеллят. В целом на данной стадии сукцессии, в 2004 г. видовое разнообразие фитопланктона было примерно в 2 раза выше по сравнению с 2019–2021 гг. (табл. 1).

#### Осенний период

Осенний сезон является одним из наиболее продуктивных периодов года. Интенсивность и сроки осеннего цветения меняются от года к году (рис. 4). В целом октябрь 2004 и 2005 отличаются более высокими продукционными показателями фитопланктона, чем в 2019–2021 гг. (рис. 4).



**Рисунок 4.** Содержание хлорофилла «а» (мг/м<sup>3</sup>) в поверхностном слое Каспийского моря в осенний продукционный период

**Figure 4.** The content of chlorophyll "a" (mg/m<sup>3</sup>) in the surface layer of the Caspian Sea in the autumn production period

В современный период данные по количественным характеристикам фитопланктона были получены в начале октября 2019 г. Уровень количественного развития фитопланктона был невелик и не превышал 280 мг/м<sup>3</sup>. Основную роль в формировании биомассы поверхностного слоя воды продолжали играть синезеленые водоросли, прежде всего, *Lyngbya limnetica*, и мелкие флагаелляты, а также локально динофлагеллята *Prorocentrum micans*. В слое сезонного термоклина в это же время возрастала роль диатомовой компоненты сообщества, представленная как традиционными для моря видами *Thalassionema nitzschoides* и *Cyclotella comta*, так и видом-вселенцем *Chaetoceros peruvianus* (табл. 2, 3).

Данные полученные более десятилетия назад (2004–2005 г.) свидетельствуют о том, что в конце октября биомасса фитопланктона достигала 1 г/м<sup>3</sup> и более. В данный сезон ее основу составляли

диатомовые водоросли, как традиционные для моря *Cyclotella caspia* (до  $2,7 \times 10^5$  кл/л) и *Cylindrotheca closterium* ( $1,0 \times 10^5$  кл/л), так и вид-вселенец *Chaetoceros peruvianus* ( $1,7 \times 10^5$  кл/л) (табл. 2). Эти виды преобладали в верхнем 25-метровом слое воды. В нижних горизонтах была велика роль мелких флагаеллят и, локально, динофлагеллят. Видовое разнообразие диатомовых и динофлагеллят продолжало оставаться высоким (табл. 1). По сравнению с 2020 г. роль динофлагеллят в формировании общей биомассы была невелика (табл. 3). Синезеленые в составе фитопланктона практически отсутствовали. Таким образом, структурная перестройка в сообществе от летнего состояния к осеннему в исследованном районе происходит в конце октября, что связано с разрушением сезонного термоклина и поступлением биогенных элементов в верхний продуцирующий слой. Рост



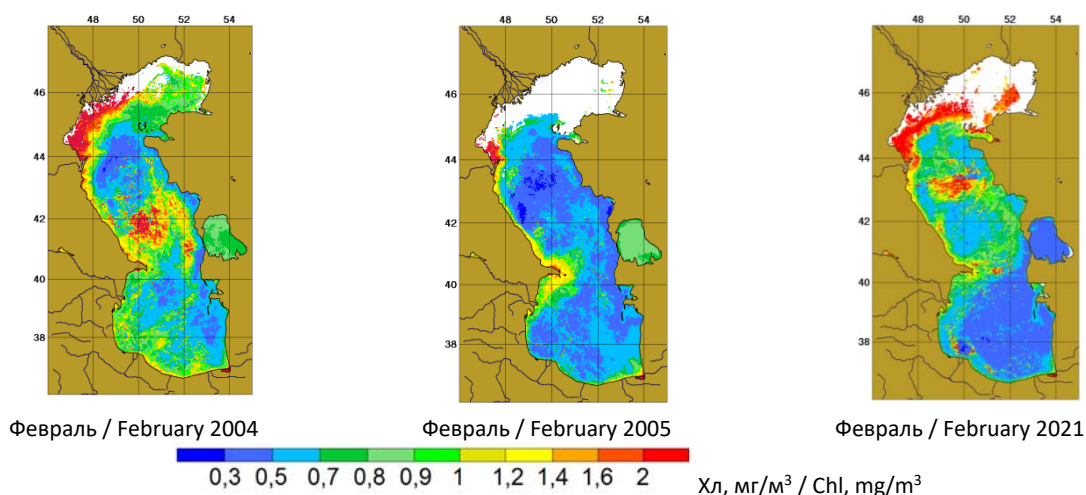
биомассы до уровня цветения осуществляется за счет диатомовой компоненты.

#### Зимний период

Зимний сезон за двадцатилетний период в Среднем Каспии неоднократно наблюдались зимние цветения фитопланктона, выявленные по спутниковым данным (рис. 5). При этом примерно в половине зима случаев характеризуется низкой продуктивностью. Некоторые

из зимне-весенних цветений, наблюдаемых в Среднем Каспии в 2004, 2012, 2015, 2019, 2021 гг. по уровню концентраций ХЛ были сопоставимы с осенними пиками развития фитопланктона.

Нами были изучены структурные характеристики фитопланктона в период зимних цветений наблюдавшихся в феврале 2004 и 2021 гг. (см. табл. 2, 3).



**Рисунок 5.** Содержание хлорофилла «а» (мг/м³) в поверхностном слое Каспийского моря в период зимних цветений фитопланктона 2004 и 2021 гг.

**Figure 5.** The content of chlorophyll "a" (mg/m³) in the surface layer of the Caspian Sea during the winter blooms of phytoplankton in 2004 and 2021

Как в исторический, так и современный период биомасса сообщества фитопланктона в период зимних цветений достигала 4,8–5,0 г/м³ (табл. 3) и полностью определялась развитием диатомовых (до 96–99%). В феврале 2021 г. цветение было сформировано как традиционными для моря видами диатомовых водорослей *Thalassionema nitschioides*, *Cyclotella comta*, *Dactyliosolen fragilissimus*, так и видами-вселенцами *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica*. В качестве субдоминантного вида выступала крупная центрическая диатомея *Coscinodiscus perforatus* (см. табл. 2). Цветение охватывало всю толщу воды от поверхности до глубины 50 м. Представители динофлагеллят, зеленых и синезеленых водорослей в небольшом количестве отмечались в поверхностном слое воды. В придонном слое повышенную численность демонстрировали мелкие флагеллаты неустановленной систематической принадлежности. В конце февраля 2008 г. зимнее цветение в районе исследований было сформировано исключительно за счет вида-вселенца *Cerataulina pelagica* и также охватывало весь верхний 50-метровый слой воды (табл. 2, 3). Анализ видовой структуры фитопланктона свидетельствует о том, что для зимнего периода характерно наибольшее видовое разнообразие сообщества, прежде всего, за счет диатомовых водорослей (табл. 3).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в исследованном районе фитопланктон наиболее стабильно развивается в зимний период. Поступление биогенных элементов из нижних слоев воды в верхний продуцирующий слой вследствие зимней конвекции – это основной механизм, обеспечивающий стабильно высокий уровень количественного развития сообщества, а

локализация цветений вблизи палеорула р. Волги позволяет фитопланктону в своем количественном развитии достигать уровня, соответствующего эвтрофным водам. Столь высокий уровень биомассы обеспечивается за счет развития исключительно диатомовой компоненты сообщества. Интересен тот факт, что если в 2008 г. зимнее цветение формировалось видом-вселенцем *Cerataulina pelagica*, то в 2021 г. усилилась роль традиционных для моря видов, что могло быть связано с изменением условий среды, и, возможно, солёности. Поскольку все виды-вселенцы являются представителями средиземноморско-черноморской флоры, то можно предположить, что их массовому развитию в Каспийском море может способствовать повышение солёности и, наоборот, с ее понижением может быть связано развитие аборигенных видов. Объем волжского стока во время зимних сбросов воды из волжских водохранилищ в данном случае может иметь определяющее значение. Таким образом, помимо характерных для бореальных морей весенних и осенних максимумов численности и биомассы фитопланктона, формирующихся за счет диатомовых водорослей, для данного района Каспийского моря установлен еще один, зимний максимум, в несколько раз превышающий максимальный уровень биомассы в весенний и осенний периоды и также формирующийся за счет диатомовой компоненты. Над северным склоном Дербентской впадины, в районе древнего русла р. Волги, этот максимум формируется единственным видом – центрической диатомеей *Cerataulina pelagica*, которая ответственна и за осеннее цветение в этом участке моря [7].

В остальные сезоны года структура планктонных фитоценозов определяется наличием сезонного термоклина. Во второй половине мая с установлением термической стратификации, зимне-весеннее цветение

диатомовых прекращается. Биомасса сформировавшаяся в зимнюю стадию сезонной сукцессии, концентрируются в нижних горизонтах, в то же время в верхнем продуцирующем слое, обедненном биогенными элементами, развиваются миксотрофные динофлагеллы, относящиеся к массовым каспийским формам (*Prorocentrum cordatum*, *Proprorocentrum micans*, *Diplopsalis lenticula*), а также крупноклеточные диатомеи из рода *Coscinodiscus* (вторая стадия сукцессии).

В летний период по направлению на север, к фронтальной зоне на границе вод Северного и Среднего Каспия, возрастает роль синезеленых водорослей и, прежде всего, широко распространенных по акватории моря пресноводно-солонатоводных форм. В этих участках акватории уровень трофности в летний период за счет представителей данной систематической группы может достигать показателей эвтрофных вод.

Кроме того, для летних фитоценозов Среднего Каспия описан феномен цветения крупноклеточной динофлагеллы *Gonyaulax polygramma* в слое сезонного термоклина в периоды релаксации ветрового апвеллинга [30], когда максимальная общая сырая биомасса фитопланктона достигала 15,0 г/м<sup>3</sup>, что также может быть связано с накоплением растворенного органического вещества за предшествующий продукционный период [29].

В начале октября в водах исследованного района сохраняется остроградиентный термоклин а, следовательно, и летнее состояние фитоценоза с доминированием динофлагелл. Та же ситуация описана и в работах других авторов, где показана важная роль в формировании количественных показателей фитоценозов поверхностного слоя воды крупной динофлагеллы *Gonyaulax spinifera* [25].

В конце октября, с началом осенней конвекции и разрушением сезонного термоклина биогенные элементы вновь поступают в верхний продуцирующий слой, инициируя осеннее цветение диатомовых. Обращает на себя внимание тот факт, что в 2004 году одним из доминирующих видов данного цветения был вид-вселенец *Chaetoceros peruvianus*, в то время как в 2020 году доминировали мелкие флагаеллы, а уровень количественного развития *C. peruvianus* был на два порядка ниже (до 7,0 × 10<sup>3</sup> кл/л) и не превышал численности каждого из субдоминантных видов (*Thalassionema nitzschioides*, *Cyclotella comta*), традиционных для Каспийского моря.

В наших исследованиях в весенний, летний и осенний периоды отмечено снижение видового разнообразия водорослей, а весной и осенью — уменьшение максимальной биомассы фитопланктона в 2019–2021 гг. по сравнению с 2004–2005 гг. (см. табл. 1, 3). Эти различия могут объясняться разными стадиями сукцессии в период наших наблюдений (накануне «цветения», во время «цветения», после «цветения»). Как и другие авторы [31; 32] мы констатируем резкое снижение численности основного каспийского вида — крупной диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis*, которая до 2000-х годов в основном формировала биомассу фитопланктона. По данным наших наблюдений, максимальная численность данного вида с 2004 по 2021 год в районе исследований снизилась примерно на порядок (с 1,0 × 10<sup>4</sup> кл/л до 1,0 × 10<sup>3</sup> кл/л). Кроме того, за этот же

период резко снизилась численность вида-вселенца *Chaetoceros peruvianus* (с 1,0 × 10<sup>5</sup> до 1,0 × 10<sup>3</sup> кл/л) — основного доминанта осенних цветений фитопланктона этого района моря в предшествующие годы. В весенних фитоценозах в настоящее время этот вид встречается только единично.

В целом проведенный анализ свидетельствует о том, что высокопродуктивный статус района исследований полностью подтверждается для зимнего и летне-осеннего периода. Нами впервые показано, что зимой, в феврале, происходят регулярные цветения диатомовых водорослей у северного и западного края Дербентской впадины, что подтверждается спутниковыми данными. Распределение хлорофилла по исследованной акватории Среднего Каспия на снимках, полученных со спутников, во все сезоны года адекватно отражает ситуацию *in situ*. Исключение составляют районы восточной части моря, где в летний период наблюдалось массовое развитие динофлагелл в слое сезонного термоклина, что не может быть зафиксировано спутниковыми наблюдениями по техническим причинам. В данном случае при оценке развития фитопланктона по спутниковым данным необходима корректировка результатов с учетом вертикального распределения водорослей.

Виды-вселенцы продолжают участвовать в формировании лидирующего комплекса видов в фитопланктоне Среднего Каспия. Однако за последние десятилетия их роль в формировании структуры весенних и осенних фитоценозов снизилась на фоне одновременного увеличения численности крупных динофлагелл из родов *Diplopsalis* и *Gonyaulax* в весенне-летний период. Можно полагать, что это является следствием увеличения доли растворенного органического вещества в исследованном районе моря.

## БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность д.б.н. Силкину В.А. за полезное обсуждение результатов. Работа выполнена по теме госзадания N FMWE-2021-0004, финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта N 20–54–56053 и гранта ННФИ N 99003103.

## ACKNOWLEDGMENT

The authors express their gratitude to Professor V.A. Silkin for a useful discussion of the results. This work was funded by RFBR according to research project N 20–54–56053, by INSF, project number N99003103 and State Assignment, project N 0128–2021-0004.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК рус проверен

1. Барсукова Л.А. Многолетний биогенный сток р. Волги у г. Астрахани // Труды КаспНИИРХа. 1971. Т. 26. С. 42–53.
2. Биологическая продуктивность Каспийского моря. М.: Наука, 1974. 245 с.
3. Рыбохозяйственные исследования на Каспии. (Результаты НИР за 2000 год). Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2001. 453 с.
4. Левшакова В.Д. Фитопланктон // Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука, 1985. С. 23–54.
5. Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // Морские гидробиологические исследования / Отв. ред. Нейман А.А., Тарвердиева М.И. М.: ВНИРО, 2000. С. 22–38.
6. Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Клювиткин А.А., Артемьев В.А., Вазюля С.В., Буренков В.И. Диатомовые виды-

- вселенцы в осеннем фитопланктоне Каспийского моря: роль в формировании общей биомассы и распределение в поле солёности // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. N 2. С. 68-82.
7. 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. V. 5P. P. 5-31. DOI: 10.1007/698\_5\_002
8. Сапожников В.В., Мордасова Н.В., Метревели М.П. Трансформация экосистемы Каспийского моря в период опускания и подъема уровня // Океанология. 2010. Т. 50. N 4. С. 524-533.
9. 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. N 4. С. 751-757.
10. Panin G.N., Solomonova I.V., Vyruchalkina T.Yu. Regime of Water Balance Components of the Caspian Sea. Water Resources. 2014. V. 41 (5). P. 488-495. DOI: 10.1134/S0097807814050078
11. 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. V. 44. P. 6993-7001. DOI: 10.1002/2017GL073958
12. Kostianoy A.G., Ginzburg A.I., Lavrova O.Yu., Lebedev S.A., Mityagina M.I., Sheremet N.A., Soloviev D.M. Comprehensive Satellite Monitoring of Caspian Sea Conditions. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2019 V. Barale and M. Gade (eds.), Remote Sensing of the Asian Seas. P. 505-521. DOI: 10.1007/978-3-319-94067-0\_28
13. Востоков С.В., Ушивцев В.Б., Лисицын Б.Е., Соловьев Д.М. Летнее состояние популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* – вселенца в Каспийском море и его связь с условиями среды обитания // Океанология. 2004. Т. 44. N 1. С. 101-109.
14. Востоков С.В., Гаджиев А.А., Востокова А.С., Рабазанов Н.И. Гребневик *Beroe* cf. *ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа эволюции Каспийской экосистемы? // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. N 4. С. 21-35. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35
15. Макарова И.В. Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия // Ботанический журнал. 1957. Т. 42. N 2. С. 54-58.
16. Кун М.С. Планктон Каспийского моря в условиях зарегулирования стока Волги // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. (Отв. Ред. Л.А. Зенкевич). М.: Наука, 1965. С. 54-97.
17. Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 291 с.
18. Бабаев Г.Б. Состав и распределение фитопланктона в Среднем и Южном Каспии // Биология Среднего и Южного Каспия. (Ред. Г.М. Беляева и др.). М.: Наука, 1968. С. 50-63.
19. Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия // Труды КаспНИРХа. 1971. Т. 26. С. 67-82.
20. Левшакова В.Д., Санина Л.В. Летний фитопланктон Среднего Каспия до и после вселения ризосолении // Тр. ВНИРО. 1973. Т. 80. С. 18-27.
21. 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.
22. Салманов М.А. Роль микрофлоры и фитопланктона в продукционных процессах Каспийского моря. М.: Наука, 1987. 214 с.
23. Салманов М.А. Экология и биологическая продуктивность Каспийского моря. (Отв. Ред. Ю.И. Сорокин). Баку: Изд-во Ин-та микробиологии АН Азербайджана, 1990. 398 с.
24. Бородин В.Е. Летний фитопланктон разных размерных групп Среднего и Южного Каспия // Рыбохозяйственные исследования планктона. Часть 2. Каспийское море. (Отв. Ред. В.И. Кузьмичева). М.: Изд-во ВНИРО, 1991. С. 102-110.
25. Санина Л.В., Левшакова В.Д., Татаринцева Т.А. Летний фитопланктон Среднего Каспия в период подъема уровня моря и в сравнении с предшествующими годами // Рыбохозяйственные исследования планктона. Часть 2. Каспийское море. (Отв. Ред. В.И. Кузьмичева). М.: Изд-во ВНИРО, 1991. С. 77-95.
26. Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // Морские гидробиологические исследования / Отв. ред. Нейман А.А., Тарвердиева М.И. М.: ВНИРО, 2000. С. 22-38.
27. Gogorev R. Check-list for Caspian Sea phytoplankton. In: Caspian Sea Biodiversity Project; 2006. URL: [http://www.zin.ru/projects/caspidiv/caspian\\_phytoplankton.html](http://www.zin.ru/projects/caspidiv/caspian_phytoplankton.html) (дата обращения: 08.07.2022)
28. Кравчишина М.Д., Новигатский А.Н., Политова Н.В., Зернова В.В., Мошаров С.А., Дара О.М., Ключиткин А.А. Исследование биогенной и абиогенной части взвеси дельты реки Волги в период весеннего половодья, май 2008 г. // Водные ресурсы. 2013. Т. 40. N 2. С. 151-164.
29. 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. N 4. С. 479-483.
30. Татаринцева Т.А. Нахождение нового в Каспийском море вида *Nitzschia seriata* Cleve (Bacillariophyta) // Биологические науки. 1992. N 6. С. 55-77.
31. Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Российский журнал биологических инвазий. 2009. N 2. С. 2-8.
32. Карпинский М.Г. *Pseudosolenia calcar-avis* (Bacillariophyta, Centrophysaceae) в Каспии // Российский журнал биологических инвазий. 2010. N 1. С. 2-11.
33. Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Касимов А.М., Надилов С.Н., Гусейнова Г.Г. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в прибрежных водах Азербайджана // Российский журнал биологических инвазий. 2016. N 2. С. 33-48.
34. Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Лисицын А.П. Феномен массового развития инвазивной потенциально токсичной динофлагеллаты *Gonyaulax polygramma* в глубоководных районах Каспийского моря // Доклады РАН. 2017. Т. 474. N 2. С. 657-661. DOI: 10.1134/S1028334X17060071
35. Pautova L.A., Silkin V.A., Kravchishina M.D., 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. P. 19-21.
36. Nezlin N.P. Patterns of Seasonal and Interannual Variability of Remotely Sensed Chlorophyll The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry Kostianoy A.G and Kosarev A.N Berlin: Springer, 2005. pp. 143-157.
37. Silkin V.A., Pautova L.A., Giordano M., Chasovnikov V.K., Vostokov S.V., Podymov O.I., Pakhomova S.V., Moskalenko L.V. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea // Marine Pollution Bulletin. 2019. V. 138. P. 274-284. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2018.11.042
38. Востоков С.В., Лобковский Л.И., Востокова А.С., Соловьев Д.М. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Чёрном море по данным дистанционного зондирования и контактными измерениями хлорофилла а // Доклады РАН. Науки о Земле. 2019. N 1. С. 99-103.
39. Востокова А.С., Лобковский Л.И., Востоков С.В. Аномальные явления в развитии фитопланктона Черного моря, зафиксированные методами дистанционного зондирования // Доклады РАН. Науки о Земле. 2021. N 1. С. 69-73.
40. Vostokov S.V., Vostokova A.S., Vazyulya S.V. Seasonal and Long-Term Variability of Coccolithophores in the Black Sea According to Remote Sensing Data and the Results of Field



Investigations // J. Mar. Sci. Eng. 2022. V. 10. N 1. P. 97. DOI: 10.3390/jmse10010097

41. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 657 с.
42. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatom, and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. N 45. P. 569-579.
43. World Register of Marine Species (WoRMS). URL: <http://www.marinespecies.org> (дата обращения: 20.06.2022)
44. Ocean Color Web. URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov> (дата обращения: 28.06.2022)
45. Копелевич О.В., Салинг И.В., Вазюля С.В., Глуховец Д.И., Шеберстов С.В., Буренков В.И., Каралли П.Г., Юшманова А.В. // Биооптические характеристики морей, омывающих берега западной половины России, по данным спутниковых сканеров цвета 1998-2017 гг. М.: ООО «ВАШ ФОРМАТ», 2018. 140 с.

## REFERENCES

1. Barsukova L.A. Long-term biogenic runoff of the Volga River near Astrakhan. *Trudy Kaspiiskikh* [Proceedings of CaspiNIRKh]. Astrakhan, 1971, vol. 26, pp. 42-53. (In Russian)
2. *Biologicheskaya produktivnost' Kaspiiskogo morya* [Biological productivity of the Caspian Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1974, 245 p. (In Russian)
3. *Rybkhozyaistvennye issledovaniya na Kaspii. Rezul'taty NIR za 2000 god* [Fisheries research in the Caspian Sea. Research results for 2000]. Astrakhan, KaspiNIRKh Publ., 2001, 453 p. (In Russian)
4. Levshakova V.D. Phytoplankton. In: *Kaspiiskoe more. Fauna i biologicheskaya produktivnost'* [The Caspian Sea. Fauna and biological productivity]. Moscow, Nauka Publ., 1985, pp. 23-54. (In Russian)
5. Ardabyeva A.G., Tatarintseva T.A. Characteristics of summer phytoplankton of the Caspian Sea. *Morskoe gidrobiologicheskoe issledovaniya* [Marine hydrobiological research]. Moscow, VNIRO Publ., 2000, pp. 22-38. (In Russian)
6. Pautova L.A., Kravchishina M.D., Silkin V.A., Klyuvitkin A.A., Artemyev V.A., Vazulya S.V., Burenkov V.I. Diatomaceous alien species in the autumn phytoplankton of the Caspian Sea: role in the formation of total biomass and distribution in the salinity field. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions]. 2022, vol. 15, no. 2, pp. 68-82. (In Russian)
7. 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. 5P, pp. 5-31. DOI: 10.1007/698\_5\_002
8. Sapozhnikov V.V., Mordasova N.V., Metreveli M.P. Transformation of the ecosystem of the Caspian Sea during the lowering and rising of the level. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2010, vol. 50, no. 4, pp. 524-533. (In Russian)
9. Ambrosimov A.K., Lukashin V.N., Burenkov V.I. et al. Comprehensive studies of the Caspian Sea system in the 32nd voyage of the research vessel "Rift". *Okeanologiya* [Oceanology]. 2011, vol. 51, no. 4, pp. 751-757. (In Russian)
10. Panin G.N., Solomonova I.V., Vyruchalkina T.Yu. Regime of Water Balance Components of the Caspian Sea. *Water resources*, 2014, vol. 41, no. 5, pp. 488-495. (In Russian) DOI: 10.1134/S0097807814050078
11. 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, pp. 6993-7001. DOI: 10.1002/2017GL073958
12. Kostianoy A.G., Ginzburg A.I., Lavrova O.Yu., Lebedev S.A., Mityagina M.I., Sheremet N.A., Soloviev D.M. Comprehensive Satellite Monitoring of Caspian Sea Conditions. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2019 V. Barale and M. Gade (eds.), Remote Sensing of the Asian Seas. P. 505-521. DOI: 10.1007/978-3-319-94067-0\_28
13. Vostokov S.V., Ushitsev V.B., Lisitsyn B.E., Soloviev D.M. The summer state of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* population in the Caspian Sea and its relationship with habitat conditions. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2004, vol. 44, no. 1, pp. 101-109. (In Russian)
14. Vostokov S.V., Gadzhiev A.A., Vostokova A.S., Rabazanov N.I. Grebnevik *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea. The beginning of a new stage in the evolution of the Caspian ecosystem? *South of Russia: ecology, development*, 2020, vol. 15, no. 4, pp. 21-35. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35
15. Makarova I.V. Diatoms of the plankton of the Middle and Southern Caspian. *Botanicheskii zhurnal* [Journal of Botany]. 1957, vol. 42, no. 2, pp. 54-58. (In Russian)
16. Kuhn M.S. Plankton of the Caspian Sea in the conditions of the Volga flow regulation. In: *Izmenenie biologicheskikh kompleksov Kaspiiskogo morya za poslednie desyatiletiya* [Changes in biological complexes of the Caspian Sea over the past decades]. Moscow, Nauka Publ., 1965, pp. 54-97. (In Russian)
17. Proshkina-Lavrenko A.I., Makarova I.V. *Vodorosli planktona Kaspiiskogo morya* [Algae of the plankton of the Caspian Sea]. Leningrad, Nauka Publ., 1968, 291 p. (In Russian)
18. Babaev G.B. Composition and distribution of phytoplankton in the Middle and Southern Caspian *Biologiya Srednego i Yuzhnogo Kaspiya* [Biology of the Middle and Southern Caspian]. Moscow, Nauka Publ., 1968, pp. 50-63. (In Russian)
19. Levshakova V.D. [Some ecological features of the phytoplankton of the Northern Caspian]. In: *Trudy Kaspiiskikh* [Proceedings of CaspiNIRKh]. 1971, vol. 26, pp. 67-82. (In Russian)
20. Levshakova V.D., Sanina L.V. [Summer phytoplankton of the Middle Caspian Sea before and after the introduction of rice salting]. In: *Trudy VNIRO* [Proceedings of VNIRO]. 1973, vol. 80, pp. 18-27. (In Russian)
21. Levshakova V.D., Ardabyeva A.G., Tatarintseva T.A. Phytoplankton and primary production of plankton. In: *Fauna i biologicheskaya produktivnost'. Kaspiiskoe more* [Fauna and biological productivity. The Caspian Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1985, pp. 5-54. (In Russian)
22. Salmanov M.A. *Rol' mikroflory i fitoplanktona v produktsionnykh protsessakh Kaspiiskogo morya* [The role of microflora and phytoplankton in the production processes of the Caspian Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1987, 214 p. (In Russian)
23. Salmanov M.A. *Ekologiya i biologicheskaya produktivnost' Kaspiiskogo morya* [Ecology and biological productivity of the Caspian Sea]. Baku, Institute of Microbiology of the Academy of Sciences of Azerbaijan Publ., 1990, 398 p. (In Russian)
24. Borodin V.E. Summer phytoplankton of different size groups of the Middle and Southern Caspian. In: *Rybkhozyaistvennye issledovaniya planktona. Chast' 2. Kaspiiskoe more* [Fisheries research of plankton. Part 2. The Caspian Sea]. Moscow, VNIRO Publ., 1991, pp. 102-110. (In Russian)
25. Sanina L.V., Levshakova V.D., Tatarintseva T.A. Summer phytoplankton of the Middle Caspian Sea during sea level rise and in comparison with previous years. In: *Rybkhozyaistvennye issledovaniya planktona. Chast' 2. Kaspiiskoe more* [Fisheries research of plankton. Part 2. The Caspian Sea]. Moscow, VNIRO Publ., 1991, pp. 77-95. (In Russian)
26. Ardabyeva A.G., Tatarintseva T.A. Characteristics of summer phytoplankton of the Caspian Sea. In: *Morskoe gidrobiologicheskoe issledovaniya* [Marine hydrobiological research]. Moscow, VNIRO Publ., 2000, pp. 22-38. (In Russian)
27. Gogorev R. Check-list for Caspian Sea phytoplankton. Caspian Sea Biodiversity Project. Available at: [http://www.zin.ru/projects/caspidiv/caspian\\_phytoplankton.html](http://www.zin.ru/projects/caspidiv/caspian_phytoplankton.html) (accessed 08.07.2022)
28. Kravchishina M.D., Novigatsky A.N., Politova N.V., Zernova V.V., Mosharov S.A., Dara O.M., Klyuvitkin A.A. Investigation of the biogenic and abiogenic part of the suspension of the Volga River delta during the spring flood, May 2008. *Vodnye resursy* [Water resources]. 2013, vol. 40, no. 2, pp. 151-164. (In Russian)
29. Pautova L.A., Kravchishina M.D., Vostokov S.V. et al. Features of the vertical structure of the summer phytoplankton of the deep-water areas of the Caspian Sea. *Doklady akademii nauk*

- [Reportes of Russian Academy of Sciences]. 2015, vol. 462, no. 4, pp. 479-483. (In Russian)
30. Tatarintseva T.A. Finding a new species of *Nitzschia seriata Cleve (Bacillariophyta)* in the Caspian Sea. *Biologicheskie nauki [Biological Sciences]*. 1992, no. 6, pp. 55-77. (In Russian)
31. Karpinsky M.G. On the peculiarities of the introduction of marine species into the Caspian Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2009, no. 2, pp. 2-8. (In Russian)
32. Karpinsky M.G. *Pseudosolenia calcar-avis* (Bacillariophyta, Centrophyceae) in the Caspian Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2010, no. 1, pp. 2-11. (In Russian)
33. Zarbalieva T.S., Akhundov M.M., Kasimov A.M., Nadirov S.N., Huseynova G.G. The impact of invasive species on the native fauna of the Caspian Sea in the coastal waters of Azerbaijan. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2016, no. 2, pp. 33-48. (In Russian)
34. Pautova L.A., Kravchishina M.D., Silkin V.A., Lisitsyn A.P. The phenomenon of mass development of invasive potentially toxic dinoflagellate *Gonyaulax polygramma* in deep-water areas of the Caspian Sea. *Reports of Russian Academy of Sciences. Earth sciences*, 2017, vol. 474, no. 2, pp. 657-661. (In Russian) DOI: 10.1134/S1028334X17060071
35. Pautova L.A., Silkin V.A., Kravchishina M.D., 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, pp. 37-39.
36. Nezhlin N.P. Patterns of Seasonal and Interannual Variability of Remotely Sensed Chlorophyll The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry Kostianoy A.G and Kosarev A.N eds. (Berlin: Springer). 2005, pp. 143-157.
37. Silkin V.A., Pautova L.A., Giordano M., Chasovnikov V.K., Vostokov S.V., Podymov O.I., Pakhomova S.V., Moskalenko L.V. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, vol. 138, pp. 274-284. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2018.11.042
38. Vostokov S.V., Lobkovsky L.I., Vostokova A.S., Soloviev D.M. Seasonal and long-term variability of phytoplankton in the Black Sea according to remote sensing data and contact measurements of chlorophyll a". *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o Zemle [Reports of Russian Academy of Sciences. Earth sciences]*. 2019, no. 1, pp. 99-103. (In Russian)
39. Vostokova A.S., Lobkovsky L.I., Vostokov S.V. Anomalous phenomena in the development of phytoplankton of the Black Sea, recorded by remote sensing methods. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o Zemle [Reports of Russian Academy of Sciences. Earth sciences]*. 2021, no. 1, pp. 69-73. (In Russian)
40. Vostokov S.V., Vostokova A.S., Vazyulya S.V. Seasonal and Long-Term Variability of Coccolithophores in the Black Sea According to Remote Sensing Data and the Results of Field Investigations. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2022, vol. 10, no. 1, p. 97. DOI: 10.3390/jmse10010097
41. Kiselev I.A. *Plankton morei i kontinental'nykh vodoemov [Plankton of seas and continental reservoirs]*. Leningrad, Nauka Publ., 1969, vol. 1, 657 p. (In Russian)
42. Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatom, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*. 2000, no. 45, pp. 569-579.
43. World Register of Marine Species (WoRMS). Available at: (<http://www.marinespecies.org>) (accessed 20.06.2022)
44. Ocean Color Web. Available at: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>. (accessed 28.06.2022)
45. Kopelevich O.V., Saling I.V., Vazyulya S.V., Glukhovets D.I., Sheberstov S.V., Burenkov V.I., Karali P.G., Yushmanova A.V. *Bioopticheskie kharakteristiki morei, omyvayushchikh berega zapadnoi poloviny Rossii, po dannym sputnikovyykh skanerov tsveta 1998-2017 gg [Bio-optical characteristics of the seas washing the shores of the western half of Russia, according to satellite color scanners 1998-2017]*. Moscow, LLC "YOUR FORMAT" Publ., 2018, 140 p. (In Russian)

#### КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Сергей В. Востоков собрал, обработал полевые данные и проанализировал результаты. Лариса А. Паутова обработала полевые данные и проанализировала результаты. Инна В. Саллинг собрала и обработала спутниковые данные. Джамиля А. Устарбекова проанализировала результаты и исторические данные. Анастасия С. Востокова собрала, обработала и проанализировала полевые данные и подготовила иллюстрации. Евгений Н. Лобачев собрал и обработал полевые данные. Бехруз Абтахи, Мехди Г. Шозаи обработали и проанализировали данные дистанционного зондирования. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

Sergey V. Vostokov collected, processed field data and analysed results. Larisa A. Pautova processed field data, analysed results. Inna V. Saling collected and processed satellite data. Dzhamilya A. Ustarbekova analysed the results and historical data. Anastasia S. Vostokova collected, processed and analyzed field data and prepared illustrations. Evgeny N. Lobachev collected and processed field data. Behrooz Abtahi and Mehdi G. Shojaei processed and analyzed satellite data. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

#### NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

#### ORCID

Сергей В. Востоков / Sergey V. Vostokov <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>  
 Лариса А. Паутова / Larisa A. Pautova <https://orcid.org/0000-0002-0830-9358>  
 Инна В. Саллинг / Inna V. Saling <https://orcid.org/0000-0001-9603-3920>  
 Анастасия С. Востокова / Anastasia S. Vostokova <https://orcid.org/0000-0002-8547-3776>  
 Джамиля А. Устарбекова / Dzhamilya A. Ustarbekova <https://orcid.org/0000-0003-4237-7909>  
 Евгений Н. Лобачев / Evgeny N. Lobachev <https://orcid.org/0000-0001-7688-8454>  
 Бехруз Абтахи / Behrooz Abtahi <https://orcid.org/0000-0002-4049-0505>  
 Мехди Годраты Шозаи / Mehdi G. Shojaei <https://orcid.org/0000-0002-5594-3730>