



Е. Л. Неврова, к. б. н., с. н. с.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной Академии Наук Украины, Севастополь, Украина

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНА БЕНТОСНЫХ ДИАТОМОВЫХ (BACILLARIOPHYTA) В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

В акватории б. Севастопольская на 31 станции, выполненной в июле 2001 г., на илисто-песчаном субстрате в диапазоне глубин 4-17 м обнаружено 186 видов и внутривидовых таксонов диатомовых бентоса. Наиболее широко представлены роды *Nitzschia* (17 вида и ввт), *Navicula* (14), *Cocconeis* (12), *Amphora, Diploneis* и *Mastogloia* (по 10). Выделены наиболее значимые виды-доминанты, определяющие структуру таксоцена диатомовых. Особенности видового и таксономического разнообразия диатомовых оценены с помощью индексов Шеннона, Маргалефа, Пилу, Симпсона, а также индекса средней таксономической отличительности Δ^+ и его вариабельности Λ^+ . Наибольшие значения индекса Δ^+ отмечены на станциях, где в видовой структуре таксоцена диатомовых преобладали моно- и олиговидовые ветви, замыкающиеся в общий узел на высоких иерархических уровнях семейства или порядка, наименьшие значения — на станциях, где доминировали поливидовые ветви, агрегирующиеся на уровне родов. Таксономическая структура таксоцена диатомовых рыхлых грунтов б. Севастопольская в целом близка по архитектонике к структуре флоры всего Чёрного моря и характеризуется иерархической выровненностью, наряду с высокой степенью вариабельности.

Ключевые слова: бентосные диатомовые, Bacillariophyta, оценка разнообразия, индексы таксономической отличительности, Чёрное море

Изучение донных диатомовых (Bacillariophyta) имеет особое значение в связи с их массовым развитием во всех биотопах сублиторали и ключевой ролью в трофических цепях. Исследования диатомовых также важны для мониторинга состояния экосистемы шельфовой зоны Чёрного моря, поскольку они характеризуются иной микромасштабностью распределения в биотопе, по сравнению с организмами макрозоо- и мейобентоса. Неоднородности пространственного распределения диатомовых могут определяться специфическими структурными изменениями таксоцена под влиянием как естественных факторов, так и различных техногенных поллютантов, накапливающихся в донных отложениях. Вышеотмеченные особенности и определяют актуальность исследований Bacillariophyta, в контексте оценки их возможной роли как экологических индикаторов [1, 8, 30, 34, 35].

В последние годы для различных акваторий побережья юго-западного Крыма проведен ряд исследований, в которых выделены комбинации различных абиотических факторов (включая поллютанты), главным образом определяющих особенно-

сти структуры таксоценов диатомовых [6, 7, 10, 11, 12, 15, 28]. Целью данной работы, продолжающей эти исследования, является оценка таксономического разнообразия и анализ структуры таксоцена диатомовых бентоса Севастопольской бухты под влиянием различных абиотических факторов.

Материал и методы. Комплексная бентосная съёмка, проведенная в июле 2001 г. на 31 станции в диапазоне глубин 4 – 17 м, охватывала всю акваторию б. Севастопольская (рис. 1). Характеристика района, методика пробоотбора, гидрохимических измерений, обработки проб микрофитобентоса и идентификации видов подробно описаны ранее [11, 12, 13, 28].

Микрофотографирование донных диатомовых выполнено по постоянным препаратам на микроскопе Nikon Eclipse E600 (объектив PlanAPO ×100). При идентификации использованы определители [2, 3, 4, 14, 24, 36]. Систематическое разнообразие Bacillariophyta приведено по [29], с последующими добавлениями [17, 19, 20, 21, 24, 36]. Циклограмма иерархического древа построена с помощью программы Dendroscope 3.2.7.

(a) Е. Л. Неврова, 2013



Рис. 1 Картасхема отбора проб в б. Севастопольская Fig. 1 The map of sampling survey in Sevastopol bay

Оценка видового разнообразия таксоцена диатомовых проведена с применением алгоритмов статистического анализа пакета PRIMER v5.2 [18]. Разнообразие диатомовых для каждой станции рассчитано по индексам: d (индекс Маргалефа), J' (индекс Пилоу), H' (индекс Шеннона, \log_e), 1-Lambda' (индекс Симпсона), Δ^+ (индекс средней таксономической отличительности AvTD), Λ^+ (индекс вариабельности VarTD) [18, 19, 31, 32, 33]. Индексы AvTD и VarTD рассчитаны на основе матрицы исходной чис-

ленности диатомовых, трансформированной в степени 0.25. Проведена сравнительная оценка[26].

Результаты и обсуждение. В акватории бухты Севастопольская обнаружено 186 видов и внутривидовых таксонов (ввт) донных диатомовых, принадлежащих к 173 видам, 64 родам, 39 семейству, 22 порядкам, 3 классам отдела Bacillariophyta (табл. 1).

Табл. 1 Представленность Bacillariophyta на рыхлых грунтах бухты Севастопольская Table 1 Representativeness of Bacillariophyta on the soft bottoms of Sevastopol bay

Таксон	Виды
1	2
Класс	Actinoptychus senarius (Ehrenb.) Ehrenb., Biddulphia rostrata Hust. var. alata Proschk
Coscinodiscophyceae	Lavr., Coscinodiscus concinnus W. Sm., C. janischii A.W.F. Schmidt, C. radiatus Ehrenb.,
Порядки 7	Cyclotella kuetzingiana Thwaites, Dimeregramma fulvum (W. Greg.) Ralfs, D. minor (W.
Семейства 7	Greg.) Ralfs, Endictya oceanica Ehrenb., Glyphodesmis distans (W. Greg.) Grunow ex
Роды 11	Van Heurck, Hyalodiscus ambiguus (Grunow) Temp. et H. Perag., H. scoticus (Kütz.)
Виды 17	Grunow, Melosira moniliformis (O. Müller) C. Agardh, Paralia sulcata (Ehrenb.) Cleve,
Ввт 18	Stephanodiscus hantzschii Grunow, Thalassiosira excentrica Cleve, T. excentrica var.
-	fasciculata Hust., T. inserta I.V. Makarova
Класс	Ardissonea baculus (W. Greg.) Grunow, A. crystallina (C. Agardh) Grunow, Diatoma
Fragilariophyceae	vulgare Bory f. lineare (Grunow ex Van Heurck) Bukht., D. vulgare f. productum
Порядки 6	(Grunow) Bukht., Fragilaria pulchella (Ralfs ex Kütz.) Lange-Bert., Grammatophora
Семейства 10	marina (Lyngb.) Kütz., G. serpentina (Ralfs) Ehrenb., Licmophora abbreviata C. Agardh,
Роды 12	L. ehrenbergii (Kütz.) Grunow, L. flabellata (Carmichael ex Grev.) C. Agardh emend Sar
Виды 17	et Ferrario, L. gracilis (Ehrenb.) Grunow, Martyana martyi (Héribaud) Round,
Ввт 18	Rhabdonema adriaticum Kütz., Striatella unipunctata (Lyngb.) C. Agardh, Tabularia
	gaillonii (Bory) Bukht., T. tabulata (C. Agardh) P.J.M. Snoeijs, Thalassionema
	nitzschioides (Grunow) Mereschk., Toxarium undulatum J.W. Bailey
Класс	Achnanthes brevipes C. Agardh, A. fimbriata (Grunow) R. Ross, A. longipes C. Agardh,
Bacillariophyceae	Amphora acuta W. Greg., A. arcus W. Greg., A. bigibba Grunow, A. caroliniana Giffen, A.
Порядки 9	crassa W. Greg., A. graeffeana Hendey, A. inflexa (Bréb. ex Kütz.) H.L. Smith, A. obtusa
Семейства 22	W. Greg., A. pediculus (Kütz.) Grunow, A. proteus W. Greg., Auricula intermedia (F.W.
Роды 41	Lewis) Cleve, Bacillaria paxillifera (O. F. Müller) Hendey, Berkeleya scopulorum (Bréb.)
Виды 139	E.J. Cox, Caloneis amphisbaena (Bory) Cleve, C. amphisbaena var. aequata Kolbe, C.
Ввт 150	densestriata (ProshkLavr.) Gusl., C. liber (W. Sm.) Cleve, C. liber var. bicuneata
	(Grunow) Cleve, C. probabilis (A.W.F. Schmidt) Cleve var. pinnularioides ProschkLavr., C. westii (W. Sm.) Hendey, Campylodiscus daemelianus Grunow, C. limbatus Bréb., C.
	parvulus W. Sm., C. thuretii Bréb., C. thuretii var. lineolatus ProshkLavr., Cocconeis
	clandestina A.W.F. Schmidt, C. dirupta W. Greg. var. flexella (Janisch et Rabenh.)
	Grunow, C. distans W. Greg., C. euglypta Ehrenb., C. maxima (Grunow) H. Perag. et
	Granow, C. assans W. Greg., C. eagrypta Lincho., C. maxima (Granow) II. 1 crag. Ct

Perag., C. molesta Kütz., C. pediculus Ehrenb., C. placentula Ehrenb., C. pseudomarginata W. Greg., C. scutellum Ehrenb., C. scutellum var. adjuncta (Schmidt ex Schmidt et al.) H. Perag. et Perag., C. scutellum var. parva (Grunow) Cleve, Cosmioneis pusilla (W. Sm.) D.G. Mann et A. Stickle, Craticula halophila (Grunow ex Van Heurck) D.G. Mann, Cymatopleura solea (Bréb.) W. Sm., Cymbella angusta (W. Greg.) Gusl., C. helvetica Kütz., C. prostrata (Berkeley) Cleve, C. tumida (Bréb. ex Kütz.) Van Heurck, Dickieia subinflata (Grunow ex Cleve & Möller) D.G. Mann, Diploneis bombus (Ehrenb.) A. Cleve, D. chersonensis (Grunow) Cleve, D. crabro Ehrenb., D. fusca (W. Greg.) Cleve, D. notabilis (Grev.) Cleve, D. smithii (Bréb. ex W. Sm.) Cleve, D. smithii var. pumila (Grunow) Hust., D. suborbicularis (W. Greg.) Cleve, D. vacillans (A.W.F. Schmidt) Cleve, D. vetula (A.W.F. Schmidt) Cleve, Encyonema paradoxa (Kütz.) D.G. Mann, Entomoneis gigantea (Grunow) Nizam., E. paludosa (W. Sm.) Reimer, Epithemia turgida (Ehrenb.) Kütz., Fallacia forcipata (Grev.) A. Stickle et D.G. Mann, Gomphoneis olivaceum (Hornemann) P. Dawson ex R. Ross et Sims, Gomphonema acuminatum Ehrenb., G. angustatum (Kütz.) Rabenh., G. productum (Grunow) Lange-Bert. et Reichelt, Gyrosigma attenuatum (Kütz.) Cleve, Halamphora acutiuscula (Kütz.) Levkov, H. coffeaeformis (C. Agardh) Levkov, H. eunotia (Cleve) Levkov, Hantzschia amphioxys (Ehrenb.) Grunow, Lyrella abrupta (W. Greg.) D.G. Mann, L. atlantica (A.W.F. Schmidt) D.G. Mann, L. hennedyi (W. Sm.) A. Stickle et D.G. Mann, L. lyra (Ehrenb.) Karayeva, L. lyroides (Hendey) D.G. Mann, L. rudiformis (Hust.) Nevrova, Witkowsky, Kulikovskiy et Lange-Bert., Mastogloia angulata Lewis, M. baldjikiana Grunow, M. binotata (Grunow) Cleve, M. braunii Grunow, M. erythraea Grunow, M. lanceolata Thwaites ex W. Sm., M. pumila (Cleve et Möller) Cleve, M. pusilla Grunow, M. smithii Thwaites, M. smithii var. amphicephala Grunow, Navicula cancellata Donkin, N. cryptocephala Kütz., N. digitoradiata (W. Greg.) Ralfs, N. directa (W. Sm.) Ralfs ex A. Pritch., N. distans (W. Sm.) Ralfs ex A. Pritch., N. latissima W. Greg. var. elongata Pant., N. northumbrica Donkin, N. palpebralis Bréb., N. palpebralis var. semiplena (W. Greg. ex Grev.) Cleve, N. peregrina (Ehrenb.) Kütz., N. pontica Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert., N. ramosissima (C. Agardh) Cleve, N. salinarum Grunow, N. viridula Kütz. var. rostellata (Kütz.) Cleve, Nitzschia acuminata (W. Sm.) Grunow, N. amphibia Grunow, N. angularis W. Sm. var. affinis (Grunow) Grunow, N. coarctata Grunow, N. compressa (J.W. Bailey) Boyer, N. compressa var. elongata (Grunow) Lange-Bert., N. gracilis Hantzsch, N. hungarica Grunow, N. hybrida Grunow, N. insignis W. Greg., N. levidensis (W. Sm.) Grunow, N. longissima (Bréb.) Grunow, N. navicularis (Bréb.) Grunow, N. pusilla (Kütz.) Grunow emend Lange-Bert., N. sigma (Kütz.) W. Sm., N. sigma var. intercedens Grunow, Parlibellus delognei (Van Heurck) E.J. Cox, P. delognei var. remotiva (Gusl. et Gerasimiuk), P. plicatus (Donkin) E.J. Cox, Petrodictyon gemma (Ehrenb.) D.G. Mann, Petroneis humerosa (Bréb. ex W. Sm.) A. Stickle et D.G. Mann, Pinnularia cruciformis (Donkin) Cleve, P. gibba Ehrenb., P. lundii Krammer, P. quadratarea (A.W.F. Schmidt) Cleve, Plagiotropis elegans (W. Sm.) Grunow, Planothidium dispar (Cleve) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bert., P. lanceolatum (Bréb. ex Kütz.) Bukht., P. quarnerensis (Grunow) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin, Pleurosigma aestuarii (Bréb. ex Kütz.) W. Sm., P. angulatum (Queck.) W. Sm., P. elongatum W. Sm., P. rigidum W. Sm., Proboscidea insecta (Grunow ex A.W.F. Schmidt) Paddock et Sims, Psammodictyon panduriforme (W. Greg.) D.G. Mann, Rhoicosphenia abbreviata (C. Agardh) Lange-Bert., Rhopalodia gibba (Ehrenb.) O. Müll., R. gibberula (Ehrenb.) O. Müll., R. musculus (Kütz.) O. Müll., Stauronella indubitabilis Lange-Bert. et Genkal, Staurophora salina (W. Sm.) Mereschk., Surirella angustata Kütz., S. fastuosa (Ehrenb.) Ehrenb., S. ovalis Bréb., S. pandura H. Perag. et Perag., S. striatula Turpin, S. turgida W. Sm., Trachyneis aspera (Ehrenb.) Cleve.

Наибольшее число видов отмечено для родов *Nitzschia* (17 вида и ввт), *Navicula* (14), *Cocconeis* (12), *Amphora*, *Diploneis* и *Mastogloia* (по 10). Наименьшее видовое богатство (по од-

ному представителю) выявлено для порядков Biddulphiales, Rhabdonematales, Thalassionematales и Toxariales.

Выделены 20 видов-доминантов, которые отличаются наиболее стабильными параметрами развития и определяют основные черты структуры таксоцена донных диатомовых (табл. 2). Некоторые из этих видов представлены на рис. 2.

В экологическом отношении они характеризуются как полигалобы, алкалифилы, α - и β - мезосапробы, космополиты и бореальные формы, обильно развивающиеся во всех зонах сублиторали и в массе встречающиеся в биотопах с повышенным уровнем антропогенного воздействия [1, 2, 5, 6, 14].

Diri	Численность, ×	Встречаемость,	
Вид	Максимальная	Средняя	%
Nitzschia compressa	253.5	56.6	100
Cocconeis scutellum	94.5	10.1	100
Diploneis smithii	259.5	41.4	97
Amphora proteus	77.5	10.8	97
Tabularia gaillonii	29.5	8.6	97
Nitzschia sigma	87.5	25.7	94
Grammatophora marina	93.0	16.9	94
Melosira moniliformis	72.2	20.3	90
Cocconeis maxima	19.5	2.7	90
Campylodiscus thuretii	10.0	2.3	90
Lyrella abrupta	121.7	18.1	87
Diploneis vacillans	78.0	12.6	87
Rhopalodia musculus	36.7	3.6	84
Cymbella angusta	19.5	3.5	84
Achnanthes brevipes	34.0	2.2	84
Surirella fastuosa	10.5	1.9	84
Caloneis liber	89.0	22.8	81
Pleurosigma angulatum	53.7	9.9	81
Gyrosigma attenuatum	24.2	4.1	81
Trachyneis aspera	24.5	3.7	81

Табл. 2 Показатели численности и встречаемости видов-доминантов таксоцена диатомовых в б. Севасто-польская

Table 2 Abundance and occurrence of dominant species in benthic diatom taxocene at Sevastopol bay

Вышеуказанные виды вносят наибольший вклад в функционирование сообществ микрофитобентоса бухты и определяют основные черты структуры таксоцена диатомовых рыхлых грунтов. Вследствие высокого количественного развития эти виды могут рассматриваться в качестве индикационных и дискриминационных при анализе сходства и различия структуры таксоценотических комплексов, формирующихся в различных участках бухты под влиянием факторов внешней среды, в том числе загрязнений донных отложений. Как показано ранее [12], на основе расчёта коэффициента ранговой корреляции Спирмана (ρ_{max}) по результатам сопоставления биотической (численность и число видов) и абиотической (параметры окружающей среды) матриц сходства, выраженное влияние на микрофитобентос оказывает сочетание следующих 7 факторов: «глубина + фракция грунта 0.25÷0.1 **мм** +Cd+Eh+Mn+ПХБ+Zn», при учёте которых отмечена наиболее высокая степень соответствия матриц ($\rho_{max} = 0.575$). При анализе сходства станций на основе этих ключевых фак-торов в пределах бухты выделены три участка: внутренняя, средняя и внешняя части акватории, которые различаются как по среднему уровню ведущих абиотических параметров, так и по особенностям структуры выделенных таксоценотических комплексов диатомовых.

Видовое богатство и количественное развитие микроводорослей в целом оказывается выше в средней части акватории – Южной бухте [12], где в донных отложениях отмечены наиболее неблагоприятные кислородные условия (Eh<<0) и повышенный уровень токсических соединений (ПХБ, ХЭБ, металлы) [9, 27].

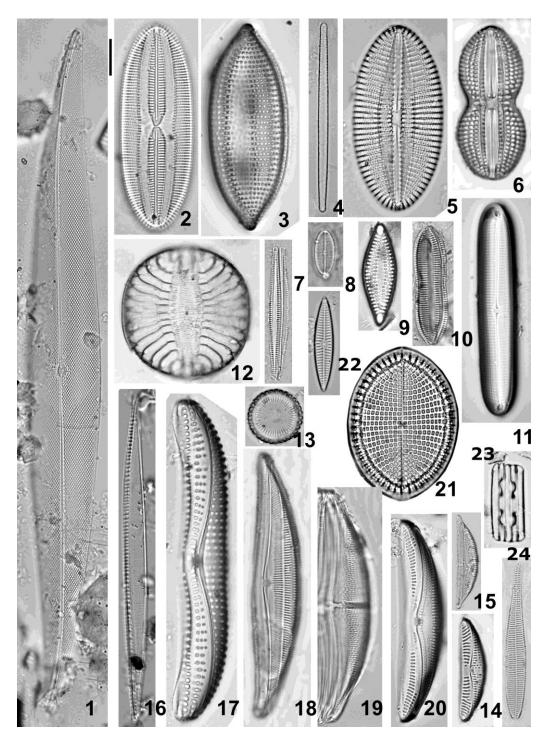


Рис. 2 Виды-доминанты таксоцена диатомовых бентоса в б. Севастопольская: 1 — Pleurosigma elongatum, 2 — Fallacia forcipata; 3 — Nitzschia compressa; 4 — Thalassionema nitzschioides; 5 — Diploneis smithii; 6 — D. bombus; 7 — Synedra tabulata; 8 — Fallacia subforcipata, 9 — Dimeregramma minor, 10 — Nitzschia acuminata, 11 — Caloneis liber, 12 — Campylodiscus thuretii, 13 — Paralia sulcata, 14 — Amphora marina, 15 — Halamphora coffeaeformis, 16 — Nitzschia sigma, 17 — Amphora crassa, 18 — A. graeffeana, 19 — A. acuta, 20 — A. proteus, 21 — Cocconeis scutellum, 22 — Navicula parapontica, 23 — Grammatophora marina, 24 — Licmophora abbreviata. Размерная шкала 10 мкм Fig. 2 Dominant species of diatom taxocene at Sevastopol bay. Scale bar 10 µm.

В данной работе, являющейся продолжением наших исследований, проведена сравнительная оценка структуры таксоцена диатомовых

на каждой станции Севастопольской бухты, на основе индексов видового разнообразия и таксономической отличительности (табл. 3).

Табл. 3 Показатели развития, видового и таксономического разнообразия донных диатомовых б. Севасто-польская, рассчитанные на основе численности

Table 3 Calculation of abundance, species and taxonomical diversity scores based on abundance of benthic diatoms at Sevastopol bay

Стан- ции,№	S, чис- ло видов	N, числен- ность, $\times 10^2$ экз. • см $^{-2}$	d, Margalef species richness	J', Pielou evenness	H', Shan- non (log e)	1- Lambda', Simpson	$\Delta^{\scriptscriptstyle +}, \ { m AvTD}$	$\Lambda^{\scriptscriptstyle +}, \ ext{VarTD}$
1	38	578.6	3.4	0.8	2.8	0.9	84.2	278.2
2	29	108.6	2.9	0.8	2.7	0.9	86.4	248.4
2 3	50	113.7	5.2	0.6	2.3	0.8	84.3	254.5
4	61	479.7	5.6	0.7	3.0	0.9	84.9	288.1
5	44	72.9	4.8	0.7	2.7	0.9	86.3	237.2
6	46	266.45	4.4	0.7	2.6	0.9	86.0	262.7
7	45	349.7	4.2	0.7	2.7	0.9	85.3	319.8
8	62	654.8	5.5	0.8	3.1	0.9	83.0	310.5
9	35	241.8	3.4	0.6	2.3	0.8	82.5	350.3
10	41	529.45	3.7	0.6	2.3	0.8	85.3	293.7
11	56	731.25	4.9	0.7	2.9	0.9	84.9	303.6
12	65	561.05	5.9	0.8	3.2	0.9	85.1	288.5
13	59	200.7	5.9	0.7	2.9	0.9	84.4	301.9
14	61	726.3	5.4	0.7	2.8	0.9	84.2	327.8
15	65	960.75	5.6	0.7	2.8	0.9	84.6	289.3
16	56	759.5	4.9	0.7	2.9	0.9	85.9	286.0
17	51	206.95	5.0	0.8	3.1	0.9	82.9	309.0
18	65	718.7	5.7	0.8	3.2	0.9	84.3	262.6
19	79	1490	6.5	0.7	3.2	0.9	84.2	290.5
20	75	1028.5	6.4	0.8	3.3	0.9	85.7	268.8
21	77	786	6.7	0.7	3.1	0.9	84.8	265.3
22	57	482.3	5.2	0.6	2.6	0.9	83.6	295.7
23	57	653.2	5.1	0.7	3.0	0.9	85.5	319.8
24	37	98.6	3.9	0.6	2.3	0.9	82.8	301.8
25	77	154.05	7.9	0.6	2.7	0.9	84.2	287.8
27	62	774.05	5.4	0.7	2.9	0.9	84.0	293.9
28	51	175.1	5.1	0.6	2.6	0.9	84.6	285.1
29	43	72.15	4.7	0.6	2.3	0.9	86.8	288.0
30	51	448	4.7	0.7	2.8	0.9	83.1	346.2
31	52	320.9	4.9	0.7	2.8	0.9	83.3	318.9
32	58	200.9	5.8	0.6	2.6	0.9	85.2	294.2

Наименьшие величины общей численности и видового богатства диатомовых отмечены на станциях в кутовой части акватории Севастопольской бухты (р-н Инкермана), наибольшие – в Южной бухте. Наибольшие значения индекса видового богатства Маргалефа (d) получены для станций 4, 8, 12, 13, 18 – 21 и 32, с максимумом на ст. 25, а наименьшие – на ст. 1, 2 и 9.

Значения индекса видового разнообразия Шеннона (Н') также наиболее высоки на станциях 4, 8, 12, 17 – 21 и находятся в прямо пропорциональной линейной зависимости от изменения численности (N) и числа видов S. Значения индекса Симпсона (1-Lambda') и Пилу (J') мало различаются между станциями.

В средней части бухты (ст. 6, 9, 10) в структуре таксоцена наблюдается резкое доминирование Nitzschia compressa, N. sigma, Diploneis smithii, тогда как на станциях Южной бухты (17 – 20) видовая структура диатомовых характеризуется высокой выровненностью. Таким образом, значительная степень загрязнённости донных отложений не оказывает существенного негативного влияния на структурные показатели таксоцена диатомовых: видовое богатство и количественное развитие микроводорослей в целом оказывается выше в Южной бухте, донные отложения которой характеризуются наиболее неблагоприятными условиями.

Очевидно, что применение традиционных индексов оценки видового разнообразия, основанных на показателях видового богатства, обилия и выровненности, зачастую мало информативны для определения воздействия факторов окружающей среды на таксоцен донных диатомовых. К такому же выводу относительно сообществ макрозообентоса, исследованных в больших пространственно-временных пределах, приходят и авторы литературных обзоров [23, 25].

В последнее время в мониторинговых исследованиях применяют метод оценки таксономического биоразнообразия, предложенный в [32]. Он основан на расчёте средних значений иерархической дистанции между видами в сообществе и степени отклонения этого показателя от среднеожидаемого уровня, рассчитанного для всего региона [31 – 33]. Следуя этому методу, для оценки возможных отклонений структуры таксоцена диатомовых на станциях Севастопольской бухты от среднеожидаемого уровня, соответствующего структуре диатомовой флоры бентоса всего Чёрного моря, рассчитаны значения индекса средней таксономической отличительности AvTaxD (Δ^+) и его вариабельности VarTD (Λ^+) [31]. Для проведения данных расчётов составлен объединённый мастер-лист донных диатомовых Чёрного моря, включающий 1093 вида и ввт [26].

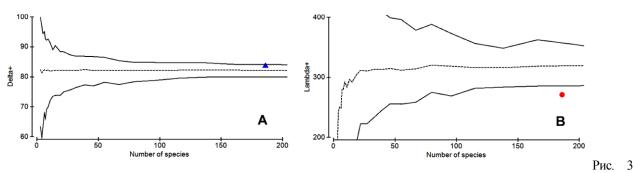
Индекс средней таксономической отличительности (Δ^+) — это средняя условная длина «таксономического пути» между каждой парой видов, многократно случайно отобранных из

общего списка, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоцена. Δ^+ Индекс вариабельности (Λ^+) — это варианса попарных длин путей между парами видов по отношению к их средней величине (Δ^+). Показатель Λ^+ отражает горизонтальную ассиметричность таксономического древа, т.е. разную представленность низших таксонов в высших на различных иерархических уровнях [7, 31 – 33].

Рассчитанные для таксоцена диатомовых бухты в целом индексы таксономической отличительности можно охарактеризовать по их графическому расположению (рис. 3). Для построения 95%-вероятностных воронок, ограничивающих на графике зону распределения точек, соответствующих расчётным значениям таксономической дистанции между каждой парой видов, использован список видов диатомовых всего Чёрного моря, агрегированный вдоль 7 иерархических уровней (от ввт до отдела).

Удалённость местоположения точек станций на графиках от среднеожидаемого общерегионального уровня (пунктир) отражает степень вертикальной выровненности (Δ^+) и горизонтальной вариабельности (Λ^+) в характере распределения таксонов вдоль иерархического древа. Анализ этих двух показателей необходим для более полной оценки таксономического разнообразия таксоцена.

Значение индекса средней таксономической отличительности Δ^+ (83.57), рассчитанное для таксоцена диатомовых бентоса Севастопольской бухты в целом, немного превысило среднеожидаемую величину для всего списка флоры Чёрного моря (81.57). Значение индекса вариабельности Δ^+ (270.96) находится ниже среднеожидаемого уровня для всей диатомовой флоры Чёрного моря (316.7) и выходит за нижнюю границу 95% доверительной воронки. Это позволяет охарактеризовать таксономическую структуру донной диатомовой флоры бухты в целом, как иерархически выровненную и близкую по вертикальной архитектонике к структуре флоры всего Чёрного моря, наряду с высокой степенью вариабельности.



Значения индексов таксономической отличительности $\Delta^+(A)$ и его вариабельности $\Lambda^+(B)$ для таксоцена диатомовых Севастопольской бухты в целом, рассчитанных на основе мастер-листа для всего Чёрного моря Fig. 3 Average taxonomical distinctness $\Delta + (A)$ and its variability $\Lambda^+(B)$ for benthic diatom taxocene from entire Sevastopol bay, based on master-list of the Black Sea diatom flora

Далее рассчитаны индексы Δ^+ и Λ^+ для каждой из станций б. Севастопольская (рис. 4 А, Б). Точки, соответствующие значениям индекса Δ^+ для ст. 8, 9, 17, 24, 30, 31, расположены на срединной пунктирной линии, проходящей по вероят-

ностной воронке. Это означает, что структура таксоцена диатомовых на этих станциях очень близка к среднеожидаемой таксономической структуре диатомовой флоры всего Чёрного моря.

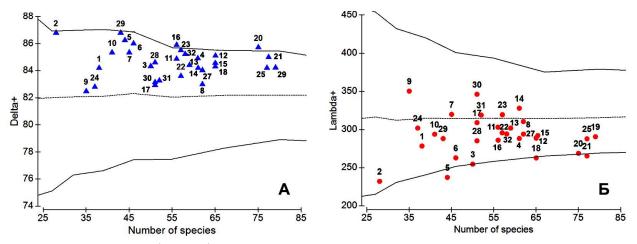


Рис. 4 Значения индексов Δ^+ (A) и Λ^+ (Б) для таксоцена диатомовых на каждой из исследованных станций б. Севастопольская, рассчитанных на основе мастер-листа для всего Чёрного моря Fig. 4 Average taxonomical distinctness Δ^+ (A) and its variability Λ^+ (B) for benthic diatom taxocene from the each stations of Sevastopol bay, based on master-list of the Black Sea diatom flora

Для остальных станций б. Севастопольская значения индекса Δ^+ расположены выше среднеожидаемого уровня для диатомовой флоры Чёрного моря, но в пределах верхней границы 95% вероятностной воронки. Это характеризует высокую степень выровненности таксономической структуры таксоцена диатомовых, когда в иерархическом древе таксоцена относительно равномерно представлены моно-, олиго- и поливидовые ветви.

Превышение значений индекса Δ^+ среднеожидаемой величины (но в пределах границ 95%

вероятностной воронки) отмечается при умеренном влиянии неблагоприятных факторов среды, не вызывающем значительных негативных изменений в структуре таксоцена [32]. Значения индекса Δ^+ находятся в пределах естественных колебаний таксономических дистанций, которые отмечаются при вероятностных расчётах отклонений таксономической структуры видового состава флоры донных диатомовых Чёрного моря от среднеожидаемого уровня.

Значения индекса Λ^+ , рассчитанные для таксоцена диатомовых на каждой станции б. Севастопольская, свидетельствуют о высокой степени вариабельности структуры таксономического древа (см. рис. 4 В). Значения Λ^+ , соответствующие ст. 2, 3, 18, 20, 21, расположены ниже среднеожидаемого уровня для всего Чёрного моря

(пунктир), а значение Λ^+ для ст. 5 лежит даже за пределами 95% вероятностной воронки.

Одновременное сравнение значений индексов Δ^+ и Λ^+ для таксоцена диатомовых на всех исследованных станциях акватории бухты, рассчитанных на основе мастер-листа диатомовой флоры всего Чёрного моря, представлено на бивариантном эллипсе (рис. 5).

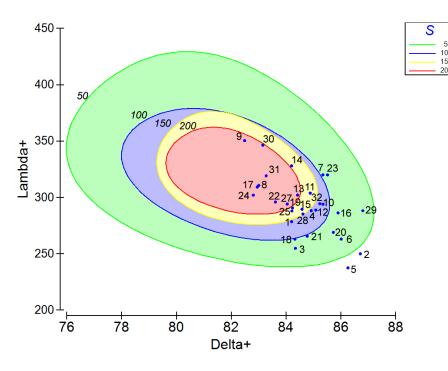


Рис. 5 Значения индексов Δ^+ и Λ^+ для каждой из 31 станции на полигоне б. Севастопольская, рассчитанные на основе мастерлиста флоры донных диатомовых всего Чёрного моря (95 % вероятностный эллипс)

Fig. 5 Values of taxonomical distinctness indices (Δ^+ and Λ^+) from 31 stations at the Sevastopol bay based on master-list of entire Black Sea benthic diatom flora Ellipse (95% probability ellipse)

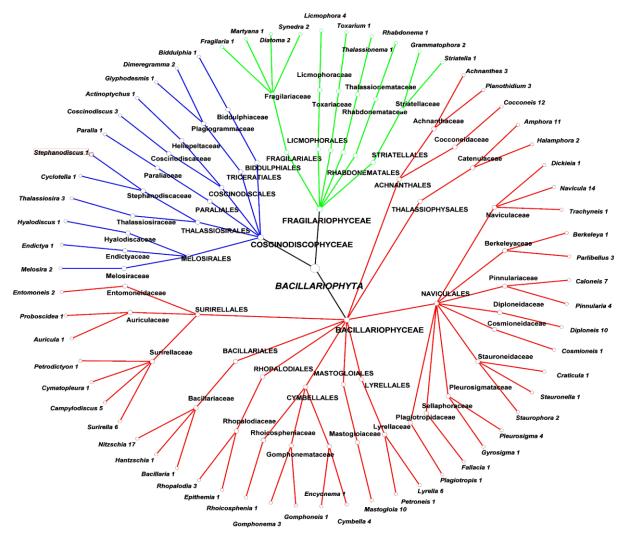
Значения индексов Δ^+ и Λ^+ находятся в правой нижней части эллипса (см. рис. 5), на который наложены цветовые границы 95% доверительного пространства, рассчитанные на основе 500-кратных случайных выборок поинтервально через каждые 50 значений числа видов (S) [33]. Наглядно выявлена «зеркальность» взаиморасположения точек, соответствующих значениям индексов таксономической отличительности и её вариабельности, т.е. чем выше значения Δ^+ , тем ниже значения Λ^+ . Отметим, что на ст. 29 значение индекса Δ^+ максимально (86.8), значение Λ^+ находится в среднем диапазоне (288.0), а число видов (43) и видовая насыщенность таксоцена диатомовых также приближено к среднему уровню (соотношение вид / род, вид / семейство, вид / порядок равнялось 1.7, 2.0 и 2.3, соответственно). В то же время на ст. 2 также отме-

чено наибольшее значение Δ^+ (86.4), но при этом значение Λ^+ значительно ниже (248.4), количество видов уменьшено в 1.5 раза (29), видовая насыщенность таксоцена также снижена (отношение вид / род, вид / семейство, вид / порядок составляет 1.2, 1.4 и 2.2, соответственно).

Рассмотрим другой случай. Для ст. 9 значение индекса Δ^+ минимально (82.5), точка Δ^+ расположена прямо на средней пунктирной линии 95% вероятностной воронки, число видов (35) и видовая насыщенность таксоцена диатомовых на этой станции находятся в средних границах (1.5, 2.1 и 2.1, соответственно). Для ст. 24 соотношение аналогично — при низком значении индекса Δ^+ (82.8) число видов (37) и видовая насыщенность таксоцена диатомовых также находятся в среднем диапазоне (1.5, 1.9 и 2.6).

Для выявления причин, в наибольшей степени определяющих различия в показателях таксономической отличительности таксоцена диатомовых бентоса, рассчитаны соотношения числа видов на иерархических ветвях с различной видовой насыщенностью на возрастающих таксономических уровнях. Структурно на древе таксоцена диатомовых может быть выделено три

типа элементов: моновидовые ветви, содержащие только один вид, олиговидовые — два вида, поливидовые — три и более видов. Графически иерархия таксоцена диатомовых бентоса б. Севастопольская представлена на рис. 6 (после названия рода в скобках указано число обнаруженных видов и ввт).



Puc. 6 Структура иерархического древа таксоцена диатомовых бентоса бухты Севастопольская Fig. 6 Hierarchical tree of benthic diatom taxocene of Sevastopol Bay. The number of species is indicated after genus name

Особо следует выделить виды из моновидовых ветвей, соответствующих одному роду, семейству, порядку. Каждый из таких видов обладает высоким рангом таксономической исключительности, т.к. в случае его элиминации из флоры района исчезнет целая филогенетическая ветвь, включающая род, семейство и

даже порядок [7]. Такие моновидовые ветви в таксоцене диатомовых бухты образуют замыкающиеся на уровне порядка *Biddulphia*, *Endictya*, *Paralia*, *Rhabdonema*, *Thalassionema* и *Toxarium*, на уровне семейства – *Rhoicosphenia*, *Cosmioneis*, *Plagiotropis*, *Fallacia*, *Entomoneis*, *Actinoptychus*, *Melosira*. Если в структуре таксо-

цена представлена большая доля ветвей, агрегирующихся на уровне порядка и семейства, показатели таксономической отличительности будут высоки (по сравнению со среднеожидаемым уровнем). При преобладании полиговидовых ветвей, сходящихся на уровне рода, значение индекса таксономической отличительности будет низким.

При сравнении таксоценов двух станций, различающихся по видовому богатству, исходно можно было бы ожидать, что при увеличении числа видов сохраняются пропорции флоры, связанные с появлением новых ветвей на таксономическом древе. В таком случае и значения индекса Δ^+ должны были бы также оставаться на близком уровне (поскольку теоретически показатель таксономической отличительности не находится в прямой зависимости от видового богатства, но тесно связан с присутствием в составе древа моно- и олиговидовых ветвей, замыкающихся на высоких таксономических уровнях рода, семейства, порядка [33]. На практике оказалось, что с увеличением видового богатства и изменении пропорций флоры значения индекса Δ^+ меняются некоррелированно, то есть появление или исчезновение новых ветвей в структуре иерархического древа таксоцена не связано напрямую с пропорциональным появлением новых видов. Появление (исчезновение) новых видов может происходить на отдельных родовых ветвях древа, как на уже существующих, так и на вновь появившихся. Таким образом, гипотеза о прямой взаимосвязи между увеличением пропорций флоры и ожидаемым снижением показателя таксономической отличительности в природных условиях не подтвердилась.

Выводы. 1. В таксоцене диатомовых бентоса бухты Севастопольская на 31 станции в диапазоне глубин 4 – 17 м суммарно выявлено 186 видов и ввт. Наиболее широко представлены роды Nitzschia (17 вида и ввт), Navicula (14), Cocconeis (12), Amphora, Diploneis и Mastogloia (по 10). Наиболее значимыми видами-доминантами, определяющими структуру

таксоцена диатомовых, являются Nitzschia compressa, N. sigma, Cocconeis scutellum, C. maxima, Diploneis smithii, D. vacillans, Amphora proteus Gregory, Tabularia gaillonii, Grammatophora marina, Melosira moniliformis, Campylodiscus thure-tii, Lyrella abrupta, Rhopalodia musculus, Cymbella angusta, Achnanthes brevipes, Surirella fastuosa, Caloneis liber, Pleurosigma angulatum, Gyrosigma attenuatum, Trachyneis aspera. 2. Peзультаты оценки разнообразия с помощью индексов Шеннона, Маргалефа, Пилоу и Симпсона при выявлении возможных причин изменений структуры таксоцена диатомовых оказались малоинформативны. Применение индекса средней таксономической отличительности Δ^+ и его вариабельности Λ^+ позволило оценить структуру иерархического древа таксоцена диатомовых бентоса бухты и определить причины изменения его показателей. 3. Наибольшие значения индекса таксономической отличительности отмечены на участках, где в структуре таксоцена диатомовых преобладали моно- и олиговидовые ветви, замыкающиеся на высоких иерархических уровнях (семейство или порядок), наименьшие значения - на станциях, где в структуре доминировали поливидовые ветви, агрегирующиеся на уровне родов. Значения индекса Δ^{+} для остальных станций бухты близки к среднеожидаемому уровню для диатомовой флоры Чёрного моря (в пределах 95% вероятности). Это характеризует таксономическую структуру диатомовой флоры рыхлых грунтов бухты в целом, как иерархически выровненную и близкую по архитектонике к структуре флоры всего Чёрного моря, наряду с высокой степенью вариабельности. В иерархическом древе таксоцена диатомовых бухты моно-, олиго- и поливидовые ветви представлены относительно равномерно. 4. Применение индексов таксономической отличительности может быть рекомендовано в экологическом мониторинге для оценки биоразнообразия и выявления отклонений иерархической структуры таксоцена диатомовых в биотопах под влиянием различных факторов среды.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность к.б.н. А.Н. Петрову (ИнБЮМ НАНУ) за помощь в подготовке работы и критические замечания, к.б.н. Н.К. Ревкову (ИнБЮМ НАНУ) за помощь в бентосной съёмке и постоянную критику, а также

- 1. *Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. 498 с.
- 2. Гусляков Н. Е., Закордонец О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северозападной части Чёрного моря и прилегающих водоемов. Киев: Наук. думка, 1992. 115 с.
- 3. Диатомовый анализ. М.: Госгеолитиздат, 1950. **3**. 398 с.
- 4. Диатомовые водоросли СССР. Л.: Наука, 1974. **1.** 403 с.
- 5. *Неврова Е. Л., Гусляков Н. Е.* Сезонная динамика бентосных диатомовых водорослей на твердых субстратах Севастопольской бухты // Экология моря. 1988. Вып. 30. С. 25 28.
- 6. Неврова Е. Л., Ревков Н. К., Петров А. Н. Микрофитобентос / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 270—282; 288—302; 351—362.
- Неврова Е. Л., Петров А. Н. Таксономическое разнообразие диатомовых бентоса Чёрного моря. Гл. 4 // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 60 84.
- 8. *Никитина О. А., Шкундина Ф. Б.* Выделение индикаторных видов автотрофного бентоса водотоков г. Стерлитамака (Россия) // Альгология. 2009. **19**, № 4. С. 412–422.
- 9. *Овсяный Е. И., Романов А. С., Игнатьева О. Г.* Распределение тяжёлых металлов в поверхностном слое донных осадков Севастопольской бухты (Чёрное море) // Морск. экол. журн. − 2003. − **2**, № 2. − C. 85 − 101.
- Петров А. Н., Неврова Е. Л. Влияние антропогенного пресса на структуру таксоцена диатомовых водорослей (на примере Севастопольской бухты) / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 288–302.
- 11. Петров А. Н., Неврова Е. Л. Сравнительный анализ структуры таксоцена донных диатомовых (Bacillariophyta) в районах с различным уровнем техногенного загрязнения (Чёрное море, Крым) // Морск. экол. журн. 2004. 3, № 2. С. 72–83.

- проф. А. Витковски (Университет г. Щецина, Польша) и проф. Х. Ланге-Берталот (Университет г. Франкфурт-на-Майне, Германия) за предоставленное оборудование для микрофотосъёмок и консультации при идентификации диатомовых.
- 12. Петров А. Н., Неврова Е. Л., Малахова Л. В. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Чёрное море, Крым) // Морск. экол. журн. 2005. 4, № 3. С. 65 77.
- Петров А. Н., Неврова Е. Л. Оценка воспроизводимости и достоверности определения видового состава диатомовых бентоса на полигоне югозападного Крыма // Морск. экол. журн. – 2012. – 11, № 3. – С. 79 – 88.
- 14. *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. М.–Л.: Изд. АН СССР. 1963. 243 с.
- 15. *Ревков Н. К., Неврова Е. Л.* Изучение особенностей структуры таксоцена бентосных диатомовых (Bacillariophyta) с помощью методов многомерной статистики (бухта Ласпи, Чёрное море)// Альгология. 2004. **14**, № 2. С. 161 170.
- Царенко П. М. Рекомендации по унификации цитирования фамилий авторов таксонов водорослей // Альгология. 2010. 20, № 1. С. 86–121.
- Algae of Ukraine. Diversity. Nomenclature. Taxonomy. Ecology and Geography. 2. Bacillariophyta / Eds. Tsarenko P. M., Wasser S. P., Nevo E. Ruggell. A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009. 413 p.
- 18. *Clarke K. R., Gorley R. N.* PRIMER 5: User Manual. Tutorial. Plymouth: PRIMER-E, 2001. 92 p.
- Clarke K. R., Warwick R. M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edit. PRIMER-E: Plymouth, 2001. 154 p.
- 20. *Fourtanier E., Kociolek J. P.* Catalogue of Diatom Genera // Diatom Res.. − 1999. − **14**, № 1. − P. 1–190.
- Fourtanier E., Kociolek J. P. Catalogue of Diatom Names. – California Acad. Sci. on-line Version. Comp. by E. Fourtanier & J. P. Kociolek. – 2007. Available online at http://www.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp.
- 22. *International Plant Names Index.* 2012. Available online at http://www.ipni.org.
- 23. *Karydis M.* Eutrophication assessment of coastal waters based on indicators: a literature review // Global NEST J. −2009. −11, № 4. −P. 373 390.
- 24. *Levkov Z. Amphora* sensu lato // Diatoms of Europe. A.R.G. Gantner Verlag K.G. 2009. **5**. 916 p.
- 25. *Magurran A. E.* Measuring Biological Diversity. Oxford: Blackwell Publ., 2004. 256 p.

- 26. Nevrova E. Benthic diatoms of the Black Sea: interregional analysis of diversity and taxonomic structure / Eds. Koen S., Van de Vijver B. & Vyverman W. 22 Intern. Diatom Symp., Aula Acad., Ghent, 26-31 Aug. 2012 (Add. Abstr.). VLIZ Spec. Publ. 2012. 58. P. 35.
- 27. Osadchaya T. S., Ovsyaniy E. I., Kemp R., Romanov A. S., Ignatieva O. G. Organic carbon and oil hydrocarbons in bottom sediments of the Sevastopol Bay (the Black Sea) // Морск. экол. журн. 2003. 2, № 2. С. 85–93.
- 28. Petrov A., Nevrova E., Terletskaya A., Milyukin M., Demchenko V. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava bay. Black Sea) // Polish Botanical Journal. 2010. 55, № 1. P. 183–197.
- 29. *Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G.* The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. 747 p.
- 30. *Sladeček V*. Diatoms as indicator of Organic Pollution // Acta hydrochim. hydrobiol. 1986. 14. P. 555–566.
- 31. *Warwick R. M.* Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations // Austr. J. Ecol. 1993. **18.** P. 63 80.

- 32. Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment // J. Appl. Ecol. 1998. 35. P. 532 543.
- 33. *Warwick R. M., Clarke K. R.* Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species // Ocean. Mar. Biol.: an annual review. 2001. **39**. P. 207–231.
- 34. Watanabe T., Asai K., Houki A. Numerical water quality monitoring of organic pollution using diatom assemblages / Ed. F. Round. Proc. 9th Intern. Diatom Symp.. 1986. Koenigstein, West Germany: Koeltz Scientific Books, 1988. P. 123–141.
- 35. Watanabe T., Asai K., Houki A. Numerical simulation of organic pollution in flowing waters / Ed. P. N. Cheremisinoff. Encyclopedia Environmental Control Technology. V. 4. Hazardous Waste: Containment and Treatment. Houston, Texas: Gulf Publ. Co., 1990. P. 252 281.
- 36. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine coast 1. Iconographia Diatomologica. A.R.G. Gantner Verlag K.G, 2000. 7. 926 p.

Поступила 12 декабря 2012 г. После доработки 22 мая 2013 г.

Таксономічна різноманітність та структура таксоцену бентосних діатомових (Bacillariophyta) у Севастопольський бухті (Чорне море). О. Л. Неврова. У акваторії Севастопольської бухти в пробах, відібраних на 31 станції, в липні 2001 р. на мулко-піщаному субстраті в діапазоні глибин 4 – 17 м, виявлені 186 видів і внутрівидових таксонов діатомових бентосу. Найширше представлені роди Nitzschia (17 видів і ввт), Navicula (14), Cocconeis (12), Amphora, Diploneis і Mastogloia (по 10). Виділені найбільш значущі види-домінанти, які визначають структуру таксоцена діатомових. Різноманітність діатомових оцінена за допомогою індексів Шенона, Маргалефа, Пилоу, Сімпсона, середньої таксономічної відмітності Δ^+ і її варіабельності Λ^+ . Найбільші значення індексу Δ^+ відмічені на станціях, де в структурі таксоцена діатомових були присутні переважно моно- і оліговидові гілки, що змикаються на високих ієрархічних рівнях сімейства або порядку, найменші значення – на станціях, де домінували полівидові гілки, що агрегуються на рівні родів. У ієрархічному дереві таксоцена діатомових бухти моно-, оліго- і полівидові гілки представлені відносно рівномірно. Таксономічна структура таксоцена діатомових пухких грунтів б. Севастопольської в цілому характеризується ієрархічною вирівненністю і близькістю по архітектоніці до структури флори усього Чорного моря, разом з високою мірою варіабельності.

Ключові слова: діатомови бентосу, Bacillariophyta, оцінка різноманітністі, індекси таксономічної відмітності, Чорне море.

Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) at Sevastopol Bay (the Black Sea). E. L. Nevrova. At the Sevastopol bay from the 31 station on silty-sandy bottom in the range of depths a 4-17 m (July 2001), the 186 species and intraspecific taxa of benthic diatoms were found. The most widely presented genera were *Nitzschia* (17 species and infraspecific taxa), *Navicula* (14), *Cocconeis* (12), *Amphora*, *Diploneis* and *Mastogloia* (on 10). The most meaningful dominant species which determined the structure of diatom taxocene were distinguished. The species and taxonomic diversity of diatoms were estimated by means of Shannon, Margalef, Pielou, Simpson indices and by means of Average Taxonomic Distinctness (Δ^+) and variability in TaxD index (Λ^+). The highest Δ^+ values were marked for the stations, where the mono- and oligospecies branches closing on the high hierarchical levels of family or order prevailed in the structure of diatom taxocene. The lowest Δ^+ values were revealed for the stations, where the species-rich branches aggregated at the genus level prevailed. In the hierarchical tree of diatom taxocene of Sevastopol Bay mono-, oligo and species-rich branches are presented relatively equally. Taxonomical structure of diatom taxocene of entire Sevastopol Bay has characterized by hierarchical eveness and closeness on the architectonics to the structure of flora of whole Black sea, along with the wide variability extent.

Key words: benthic diatoms, Bacillariophyta, Black Sea, diversity estimation, taxonomic distinctness.