

УДК 582.261.1(262.5)

Е.Л. НЕВРОВА

Ин-т биологии южных морей НАН Украины,
пр. Нахимова, 2, Севастополь 99011, Украина

СТРУКТУРА И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДОННЫХ ДИАТОМОВЫХ В ПРИУСТЬЕВЫХ ЗОНАХ РЕК БЕЛЬБЕК И ЧЕРНАЯ (ЮГО-ЗАПАДНЫЙ КРЫМ, УКРАИНА)

Проведен сравнительный анализ разнообразия донных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) в приустьевой зоне р. Бельбек (относительно чистое открытое побережье) и р. Черная (сильно загрязненная внутренняя часть Севастопольской бухты – Инкерман), а также на контрольной точке R3. В районе р. Бельбек обнаружено 275 видов и внутривидовых таксонов, в районе Инкермана – 116; общее количество составило 303 вида и ввт. По значениям численности и видового богатства выявлены различия в структуре таксоцены диатомовых на рыхлых грунтах. С помощью кластерного и МДС-анализа выделено две группировки станций: группа I объединяет 6 станций в районе Инкермана, группа II – 10 станций в зоне р. Бельбек. На каждом полигоне выявлены комплексы диатомовых с определенной структурой. Среди 21 вида-доминанта (61 % общей численности в районе р. Бельбек и 92 % в районе Инкермана) 4 вида – типично пресноводные формы, 1 – убиквист. Остальные 16 видов-доминантов в каждом из районов относятся к морским и солоноватоводным формам, составляя 47 % общей численности диатомовых в зоне р. Бельбек и 79 % в районе Инкермана. Рассчитанные для каждой из станций величины индексов таксономической отличительности близки к среднеожидаемому значению для всего Черного моря ($AvTD = 83.5$; $VarTD = 306$) и характеризуют иерархическую структуру сообщества диатомовых в Инкермане как содержащую большую долю моно- и олиговидовых ветвей, по сравнению с большей долей поливидовых ветвей, широкой вариабельностью и невыровненностью структуры таксоцены диатомовых в районе р. Бельбек.

Ключевые слова: донные диатомовые, *Bacillariophyta*, Черное море, иерархическая структура таксоцены, индексы таксономической отличительности.

Введение

Сравнительный анализ структуры таксоценов донных диатомовых водорослей в различных экологических условиях вызывает интерес в связи с недостаточной изученностью реакции данной группы фототрофных микроорганизмов на воздействие внешних факторов. Исследования бентосных диатомовых необходимы для оценки их индикаторной роли (Барина и др., 2006) при мониторинге состояния экосистемы шельфовой зоны Черного моря.

Показатели видового богатства и количественное развитие доминирующих видов, определяющих особенности структуры таксоценов диатомовых, могут существенно отличаться из-за различных условий обитания микроводорослей в биотопе (Неврова и др., 2003; Петров, Неврова, 2004;

© Е.Л. Неврова, 2013

Ревков, Неврова, 2004; Петров и др., 2005). Факторы среды также значительно воздействуют на таксономическое разнообразие таксоценов диатомовых. Оценить такое разнообразие можно путём расчета средней степени филогенетического сходства между всеми видами таксоценов, представленными в определенной структуре иерархического дерева (Неврова, Петров, 2008; Warwick, Clarke, 1998, 2001; Petrov et al., 2010).

Целью данной работы была сравнительная оценка количественных изменений структуры и таксономического разнообразия таксоценов диатомовых водорослей на двух не изученных ранее участках сублиторали юго-западного Крыма, различающихся по уровню влияния природных и антропогенных факторов.

Материалы и методы

В работе использованы материалы бентосной съемки (ноябрь 2009 г.) на двух участках черноморской сублиторали возле г. Севастополя: в месте впадения в море р. Бельбек (далее – полигон Бельбек), в месте впадения в бухту р. Черной (далее – полигон Инкерман), а также на контрольной точке R3 (рис. 1).

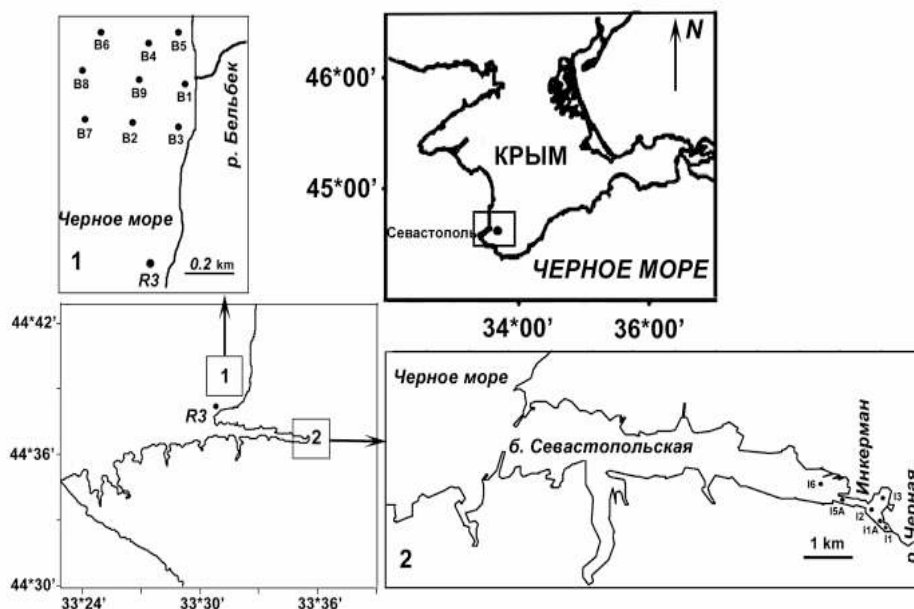


Рис. 1. Карта-схема станций на двух полигонах юго-западного Крыма: Бельбек (1) – в месте впадения в море р. Бельбек; Инкерман (2) – в месте впадения в Севастопольскую бухту р. Черной; R3 – контрольная точка

Полигон Бельбек расположен севернее устья главной Севастопольской бухты у открытого побережья и не подвержен антропогенному воздействию; полигон Инкерман – во внутренней части этой бухты, сильно загрязненной различными контаминантами. К наиболее

токсичным из них относятся соли тяжелых металлов (Cu, Zn, Ni, Pb, Cd, Mn, Hg), хлорорганические соединения – полихлорбифенилы (ПХБ) и хлорорганические пестициды (ХОП), а также полиароматические нефтяные углеводороды (ПАУ). Выбор контрольной точки R3 обусловлен ее местонахождением у открытого побережья, на удалении от речного стока и источников поступления в морскую среду техногенных поллютантов (Burgess et al., 2011).

Определение физико-химических параметров, включая содержание органических и неорганических контаминантов в донных отложениях, проведено для каждой станции из одного блока грунта, поднятого дночерпателем (Burgess et al., 2011). Средние значения содержания поллютантов в рыхлых грунтах исследованных акваторий приведены в табл. 1.

Таблица 1

Средние значения содержания токсических веществ в донных отложениях на полигонах Бельбек, Инкерман и контрольной точке R3

Район исследований	Тяжелые металлы, мг · кг ⁻¹ сух. осадка							Хлорорганич. соединения, мкг Г ⁻¹ сух. осадка		ПАУ, мкг кг ⁻¹ сух. осадка
	Cu	Zn	Ni	Pb	Cd	Mn	Hg	ПХБ	ХОП	
Бельбек	0,28	0,78	0,37	0,09	0,0003	4,89	0,043	78,90	14,24	0
Инкерман	1,19	2,80	0,40	0,32	0,0162	5,36	0,060	1014,43	19,78	1550,50
R3	0,21	0,23	<0,02	0,03	0,0001	3,30	0,030	22,21	1,97	0

Результаты химического анализа показали, что донные отложения на полигоне Бельбек характеризуются пониженными значениями техногенных контаминантов, по сравнению с таковыми на полигоне Инкерман, где средние значения содержания солей тяжелых металлов, ПХБ, ХОП и ПАУ указывают на сильную степень загрязнения рыхлых грунтов. Донные отложения в районе контрольной точки R3 характеризуются значительно более низким содержанием всех вышеперечисленных поллютантов, по сравнению с полигонами Бельбек и Инкерман, что позволяет отнести ее к условно чистому биотопу.

Рыхлые грунты исследованного полигона Бельбек сложены в основном из песка (среднее содержание песчаной фракции 0,05–1 мм – 54,8 %), ила (среднее содержание фракции алеврита 0,001–0,05 мм – 33,6 %) и глины (среднее содержание фракции пелита ≤ 0,001 мм – 11,6 %).

В донных отложениях полигона Инкерман в основном преобладает ил (среднее содержание алевритовой фракции 59,8 %), доля песчаной и пелитовой фракции составляет 32,5 и 7,8 % соответственно. На контрольной точке R3 в составе субстрата преобладает песок (содержание песчаной фракции 94,7 %), доля алевритовой и пелитовой фракций незначительна (2,0 и 3,3 % соответственно). Гранулометрический состав

рыхлых грунтов в исследованных биотопах играет важную роль при формировании ведущих абиотических факторов, поскольку в наибольшей степени аккумуляция поллютантов в донных отложениях происходит именно в малоразмерных фракциях (алевриты и пелиты).

На полигоне Бельбек расположено 9 станций, на контрольной точке R3 – 1 станция, на полигоне Инкерман – 6. Работы проводили на глубине 6–19 м. На каждой станции мейобентосной трубкой отобрано по 2 пробы ($S = 15,9 \text{ см}^2$) из верхнего (2–3 см) слоя рыхлого грунта, поднятого дночерпателем Петерсена ($0,04 \text{ м}^2$). Для более полного отделения микроводорослей от пелита и песка грунт обрабатывали в ультразвуковой установке в течение 20 мин. Данные о видовом составе доминирующих видов диатомовых на каждой станции обобщены по результатам расчета шести независимых повторностей на водных препаратах в камере Горяева объемом $0,007 \text{ см}^3$ (Ч400). Для выявленных видов-доминантов рассчитана численность клеток на 1 см^2 субстрата; условная численность видов, не вошедших в количественный учет, но отмеченных в постоянных препаратах, – $10 \text{ экз.}\cdot\text{см}^{-2}$ (Петров и др., 2005).

Определение полного видового состава диатомовых для каждой станции включало верификацию видов, отмеченных при просмотре водных препаратов, и идентификацию видов, не вошедших в количественный учет. Таксономическое определение осуществлено при помощи микроскопа Carl Zeiss Axiostar (объектив AchroPlan Ч100) на постоянных препаратах, изготовленных по стандартной методике холодного сжигания в кислотах (Диатомовые ..., 1974) и заключенных в среду Naphrax™. Морфометрические измерения клеток проведены под микроскопом либо по цифровым фотографиям при помощи программы ImageJ 1.4.3.67. Микрофотографии выполнены на микроскопе Nikon Eclipse E600 (объектив PlanAPO Ч100). При идентификации видов использованы определители (Диатомовый ..., 1950; Прошкина-Лавренко, 1963; Диатомовые ..., 1974; Гусяков, 1992; Witkowski et al., 2000; Levkov, 2009). Систематическое разнообразие *Bacillariophyta* приведено по системе Ф. Раунд и др. (Round et al., 1990), с последующими дополнениями (Fourtanier, Kociolek, 1999, 2007; Witkowski et al., 2000; Levkov, 2009). Фамилии авторов таксонов указаны в соответствии с рекомендациями (Царенко, 2010; International Plant Names Index, 2012).

Изменения в количественном развитии и структуре таксоценона донных диатомовых под влиянием абиотических факторов оценены с помощью алгоритмов многомерного статистического анализа (Clarke, Gorley, 2001). Сходство между показателями на станциях рассчитано по коэффициенту Брэй-Куртиса на основе матрицы численности диатомовых, предварительно $\sqrt[4]{}$ -трансформированной для снижения нежелательного эффекта влияния высокой численности видов-доминантов на результаты расчетов. Данный уровень трансформации избран для нивелирования разброса исходных данных по численности (диапазон значений численности клеток в пробах составлял 3 порядка). Оценка достоверности различий видовой структуры таксоценона диато-

моных осуществлена на основе алгоритма сравнения вариабельности средних значений ранговых сходств (R-статистика) для 1-уровневого теста по методу многократных случайных перестановок (программа ANOSIM). Основные результаты, полученные в ходе статистического анализа, и алгоритмы анализа приведены нами ранее (Nevrova et al., 2011; Petrov, Nevrova, 2011).

Для оценки разнообразия таксоцены диатомовых на каждой станции рассчитаны индексы таксономической отличительности: Δ^+ – средний индекс таксономической отличительности (AvTD) и Λ^+ – индекс вариабельности (VarTD) (Warwick, Clarke, 1998, 2001; Clarke, Gorley, 2001). Индекс Δ^+ – средняя условная «длина пути» между каждой парой видов, случайным образом взятых из регионального списка, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоцены. Показатель Δ^+ характеризует вертикальную таксономическую выровненность сообщества данного региона. Индекс Λ^+ – варианса попарных длин путей (ω_{ij}) между парами видов i и j по отношению к их средней величине Δ^+ . Показатель Λ^+ отражает горизонтальную асимметричность таксономического древа, т.е. разную представленность низших таксонов в высших на различных иерархических уровнях (Warwick, Clarke, 1998, 2001). Также было рассчитано отклонение структуры таксоцены диатомовых от среднего ожидаемого значения, рассчитанного для общего списка диатомовых Черного моря (Nevrova, 2012).

Для выявления причин, в наибольшей степени определяющих различия в показателях таксономической отличительности таксоцены диатомовых бентоса, были рассчитаны соотношения числа видов на иерархических ветвях с различной видовой насыщенностью на возрастающих таксономических уровнях. Структурно на иерархическом древе таксоцены диатомовых можно выделить три типа элементов: моновидовые ветви, которые содержат только один вид, олиговидовые – два вида, поливидовые – три и более видов.

Оценка таксономического разнообразия морского микрофитобентоса с помощью индексов таксономической отличительности, за исключением нескольких исследований по биоразнообразию перифитона (Izsak et al., 2002), личинок водных насекомых (Campbell et al., 2007) и пресноводной микрофлоры (Leira et al., 2009), ранее не проводилась, поэтому наши разработки в области диатомологии являются первыми (Неврова, Петров, 2008; Petrov et al., 2010; Petrov, Nevrova, 2011).

Результаты и обсуждение

На 9 станциях полигона Бельбек и контрольной точке R3 обнаружено 275 видов и внутривидовых таксонов (ввт) донных диатомовых водорослей (полигон Бельбек – 243, R3 – 119), на 6 станциях полигона Инкерман – 116. Общее число диатомовых для исследованных участков сублиторали составило 303 вида и ввт, принадлежащих к 291 виду, 86 родам, 46 семействам, 25 порядкам, 3 классам *Bacillariophyta* (см. список).

**Представленность *Bacillariophyta*, обнаруженных на исследованных
полигонах Инкерман, Бельбек и R3**

Класс *Coscinodiscophyceae*,

Порядки 7,

Семейства 12,

Роды 13,

Виды 24, ввт 25

Actinocyclus octonarius Ehrenb. (Б); *A. tenellus* (Bréb.) Grunow [Bas.: *Eupodiscus tenellus* Bréb.; Syn.: *A. octonarius* var. *tenellus* (Bréb.) Hendeby; *A. octonarius* var. *tenellus* (Bréb.) Hajys; *A. tenellus* (Bréb.) Andrews (*izonym*)] (Б); *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen (Б); *Biddulphia rostrata* Hust. var. *alata* Proshk.-Lavr. (Б); *Cerataulus smithii* Ralfs (Б); *Coscinodiscus radiatus* Ehrenb. (И); *Coscinodiscus* sp.1 (Б); *Cyclotella choctawhat-cheeana* Prasad* (Б; И); *C. comensis* Grunow ex Van Heurck (Б; И); *C. meneghiniana* Kütz.(Б); *C. ocellata* Pant. (Б; И); *C. operculata* (C. Agardh) Kütz. (Б); *Dimeregramma minor* (W. Greg.) Ralfs ex A. Pritch. (Б; И); *D. minor* var. *nana* (W. Greg.) Van Heurck* (Б); *Endictya oceanica* Ehrenb. (Б; И); *Hyalodiscus ambiguus* (Grunow) Temp. et H. Perag. (И); *H. scoticus* (Kütz.) Grunow (Б; И); *Melosira moniliformis* (O.F. Müll.) C. Agardh (Б; И); *Paralia sulcata* (Ehrenb.) Cleve (Б; И); *Puncticulata radiosa* (Lemmerm.) Hek. [Bas.: *Cyclotella radiosa* Lemmermann; Syn.: *C. comta* var. *radiosa* Grunow] (Б; И); *Thalassiosira coronata* Proshk.-Lavr. (Б); *T. decipiens* (Grunow) Jørg. (И); *T. eccentrica* (Ehrenb.) Cleve emend. Fryxell et Hasle (Б); *T. parva* Proshk.-Lavr. (Б; И); *T. subsalina* Proshk.-Lavr. (И)

Класс *Fraglariophyceae*,

Порядки 8,

Семейства 8,

Роды 14,

Виды 25, ввт 26

Ardissonea baculus (W. Greg.) Grunow (Б; И); *A. crystallina* (C. Agardh) Grunow (Б; И); *Diatoma vulgare* Bory f. *breve* (Grunow) Bukht. (Б; И); *D. vulgare* f. *lineare* (Grunow ex Van Heurck) Bukht. (Б; И); *Fragilaria geocollegarum* Witkowski et Lange-Bert.* (Б); *F. improbula* Witkowski et Lange-Bert.* (Б); *F. pulchella* (Ralfs ex Kütz.) Lange-Bert. (Б; И); *F. vaucheriae* (Kütz.) J.B. Petersen (Б); *Fragilaria* sp.1 (Б; И); *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. (Б; И); *G. oceanica* Ehrenb. (Б); *G. serpentina* (Ralfs) Ehrenb. (Б); *Licmophora abbreviata* C. Agardh (Б); *L. flabellata* (Carmichael ex Grev.) C. Agardh emend. Sar et Ferrario (Б); *L. gracilis* (Ehrenb.) Grunow (Б); *Martyana martyi* (Héribaud) Round (И); *Opephora gunter-grassii* (Witkowski et Lange-Bert.) Sabbe et Vyverman* (Б); *O. minuta* (A. Cleve) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin* (Б); *Psammodiscus nitidus* (W. Greg.) Round et D.G. Mann (Б); *Rhabdonema adriaticum* Kütz. (Б; И); *Striatella unipunctata* (Lyngb.) C. Agardh (Б); *Tabularia gaillonii* (Bory) Bukht. (Б; И); *T. tabulata* (C. Agardh) P.J.M. Snoeijis (Б; И); *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschk. (Б; И); *Toxarium undulatum* J.W. Bailey (Б; И); *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère (Б)

Класс *Bacillariophyceae*,

Порядки 10,

Семейства 26, Роды 59,

Виды 242, ввт 252

Achnanthes brevipes C. Agardh (Б; И); *A. brockmannii* Hust. (Б); *A. curvirostrum* Brun* (Б); *A. longipes* C. Agardh (Б; И); *A. mercurii* Witkowski, Metzeltin et Lange-Bert.* (Б); *A. parvula* Kütz. (И); *Achnantheidium minutissimum* (Kütz.) Czarn. (Б; И); *Amicula speculum* (Witkowski) Witkowski* (Б); *Amphora acuta* W. Greg. (Б); *A. arcus* W. Greg. (Б); *A. aspera* P. Petit (Б); *A.*

caroliniana Giffen (Б); *Amphora copulata* (Kütz.) Schoeman et R.E.M. Archibald* (И); *A. crassa* W. Greg. (Б); *A. cymbifera* W. Greg.* (Б); *A. graeffeana* Hendey (Б); *A. helenensis* Giffen* (Б); *A. laevis* W. Greg. (Б); *A. lineolata* Ehrenb. (Б; И); *A. marina* W. Sm. (Б); *A. obtusa* W. Greg. (Б); *A. ocellata* Donkin (Б); *A. ostrearia* Bréb. ex Kütz. (Б); *A. parvula* Proshk.-Lavr. (Б); *A. pediculus* (Kütz.) Grunow (И); *A. proteus* W. Greg. (Б; И); *A. proteus* var. *oculata* H. Perag. et Perag.* (Б); *A. pusio* Cleve* (Б; И); *A. rhombica* Kitton* (Б); *Amphora* sp.5B (Б); *A. staurophora* Jahlin-Dannfelt (Б); *A. sublaevis* Hust. (Б); *Anomoeoneis sphaerophora* (Ehrenb.) Pfitzer (Б); *Anorthoneis excentrica* (Donkin) Grunow (Б); *Anorthoneis* sp.B1 (Б); *Astartiella bahusiensis* (Grunow) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin* (Б); *Auricula intermedia* (F.W. Lewis) Cleve (Б; И); *Bacillaria paxillifera* (O. F. Müll.) Hendey (Б; И); *Berkeleya scopulorum* (Bréb.) E.J. Cox (Б); *Berkeleya* sp. (Б); *Biremis ambigua* (Cleve) D.G. Mann (Б); *B. lucens* (Hust.) Sabbe, Witkowski et Vyverman [Bas.: *Navicula lucens* Hustedt; Syn.: *Fallacia lucens* (Hustedt) D.G. Mann in Round et al.]* (Б); *Caloneis densestriata* (Proshk.-Lavr.) Gusl. (Б); *C. lancettula* (Schulz) Lange-Bert. et Witkowski* (И); *C. liber* (W. Sm.) Cleve (Б); *C. probabilis* var. *pinnularioides* Proshk.-Lavr. (Б); *C. schumanniana* var. *biconstricta* (Grunow) Reichelt (И); *C. silicula* (Ehrenb.) Cleve (Б); *Caloneis* sp.1 (И); *Campylodiscus parvulus* W. Sm. (Б); *C. thuretii* Bréb. (Б; И); *Campylodiscus* sp.1 (Б); *Carinasigma rectum* (Donkin) G. Reid [Bas.: *Pleurosigma rectum* Donkin; Syn.: *Donkinia recta* (Donkin) Grunow in Van Heurck; *Gyrosigma rectum* (Donkin) Cleve] (Б); *Cocconeopsis fraudulenta* (A.W.F. Schmidt) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin [Bas.: *Navicula breviata* Hust.]* (Б); *Cocconeis californica* Grunow* (Б); *C. dirupta* var. *flexella* (Janisch et Rabenh.) Grunow (Б); *C. discrepans* A.W.F. Schmidt* (Б); *C. distans* W. Greg. (И); *C. euglypta* Ehrenb. (Б; И); *C. guttata* Hust. et Aleem* (Б); *C. maxima* (Grunow) H. Perag. et Perag. (Б; И); *C. molestata* var. *crucifera* Grunow (Б); *C. pediculus* Ehrenb. (Б; И); *C. pelta* A.W.F. Schmidt* (Б); *C. peltoides* Hust.* (Б); *C. placentula* Ehrenb. (Б; И); *C. pseudocostata* O.E. Romero* (Б); *C. pseudomarginata* W. Greg. (И); *C. scutellum* Ehrenb. (Б; И); *C. scutellum* var. *parva* (Grunow) Cleve (Б; И); *C. stauroneiformis* (Rabenh.) Okuno (Б); *Cocconeis* sp.B1 (Б); *Cocconeis* sp.5W* (Б); *Craticula halophila* (Grunow ex Van Heurck) D.G. Mann (Б); *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin (Б); *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm. (Б); *C. solea* var. *apiculata* (W. Sm.) Ralfs (И); *Cymbella angusta* (W. Greg.) Gusl. (Б; И); *C. cistula* (Hemprich ex Hemprich et Ehrenb.) Kirchner (Б); *C. cymbiformis* C. Agardh (Б); *C. excisa* Kütz. (Б); *C. helvetica* Kütz. (Б; И); *C. prostrata* (Berkeley) Cleve (Б); *C. tumida* (Bréb. ex Kütz.) Van Heurck (Б; И); *Denticula denticula* (Grunow) Schönf.* (Б); *Dickieia subinflata* (Grunow ex Cleve et Möller) D.G. Mann (Б); *Diploneis bombus* (Ehrenb.) Cleve-Euler ex Backman et Cleve-Euler (Б; И); *D. chersonensis* (Grunow) Cleve (Б; И); *D. coffaeiformis* (A.W.F. Schmidt) Cleve* (Б); *D. fusca* (W. Greg.) Cleve (Б); *D. interrupta* (Kütz.) Cleve (Б); *D. lineata* (Donkin) Cleve (Б); *D. litoralis* (Donkin) Cleve (Б); *D. mirabilis* König* (Б); *D. notabilis* (Grev.) Cleve (Б; И); *D. papula* (A.W.F. Schmidt) Cleve (Б; И); *D. smithii* (Bréb. ex W. Sm.) Cleve (Б; И); *D. smithii* var. *pumila* (Grunow) Hust. (Б; И); *D. stroemii* Hust.* (Б); *D. vacillans* (A.W.F. Schmidt) Cleve (Б; И); *Diploneis* sp.1VS* (Б); *Encyonema caespitosum* Kütz. (Б; И); *Entomoneis gigantea* (Grunow) Nizam. (Б); *E. gigantea* var. *sulcata* (O'Meara) Gusl. (Б; И); *E. kjellmanii* (Cleve) Poulin et Cardinal* (Б); *E. paludosa* (W. Sm.) Reimer (Б); *Epithemia turgida* var. *granulata* (Ehrenb.) Grunow (Б); *Eunotia* sp.1 (Б); *Fallacia florinae* (Moeller) Witkowski* (Б); *F. forcipata* (Grev.) A. Stickle et D.G. Mann (Б); *F. oculiformis* (Hust.) D.G. Mann* (Б); *F. pygmaea* (Kütz.) A. Stickle et D.G. Mann (Б; И); *F. subforcipata* (Hust.) D.G. Mann (Б; И); *Fogedia finmarchica* (Cleve et Grunow) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bert. (Б); *F. giffeniana* (Foged) Witkowski, Lange-Bert., Metzeltin et Bafana* (Б); *Gomphoneis olivaceum* (Hornemann) P. Dawson ex R. Ross et P.A. Sims (Б; И); *G. olivaceum* var. *minutissimum* (Hust.) Bukht. (Б); *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabenh. (Б; И); *G. angustatum* var. *producta* Grunow (Б; И); *G. constrictum* Ehrenb. (И); *Gomphonema* sp.1 (Б); *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. (Б; И); *G. attenuatum* (Kütz.) Cleve (Б); *G. balticum* (Ehrenb.) Rabenh. (Б; И); *G. fasciola* (Ehrenb.) Cleve (Б; И); *G. spenceri* (Queck.) Griffith et

Henfrey (Б); *Halumphora acutiuscula* (Kütz.) Levkov [Bas.: *Amphora acutiuscula* Kütz.; Syn.: *A. coffeaeformis* var. *acutiuscula* (Kütz.) Hustedt] (Б); *H. angularis* (W. Greg.) Levkov [Bas.: *A. angularis* Gregory] (Б); *H. coffeaeformis* (C. Agardh) Levkov [Bas.: *Frustulia coffeaeformis* Agardh; Syn.: *A. coffeaeformis* (Agardh) Kütz.] (Б; И); *H. cuneata* (Cleve) Levkov [Bas.: *A. cuneata* Cleve in A.W.F. Schmidt et al.] (Б); *H. eunotia* (Cleve) Levkov [Bas.: *A. eunotia* Cleve] (Б; И); *H. subangularis* (Hust.) Levkov [Bas.: *A. subangularis* Hust.] (Б); *H. tenerrima* (Aleem et Hust.) Levkov* [Bas.: *A. tenerrima* Aleem et Hust.] (Б); *H. turgida* (W. Greg.) Levkov [Bas.: *A. turgida* Gregory] (Б); *Hantzschia amphioxys* f. *capitata* O. Müll. (Б); *Haslea spicula* (Hickie) Lange-Bert. (Б); *H. subagnita* (Proshk.-Lavr.) I.V. Makarova et Karaeva [Bas.: *Navicula subagnita* Proshkina-Lavrenko] (Б); *Hippodonta* sp.B1 (Б); *Karayevia amoena* (Hust.) Bukht. [Bas.: *Achnanthes amoena* Hustedt; Syn.: *A. orientalis* Hust., *A. triconfusa* VanLand.] (Б; И); *Luticola goeppertiana* (Bleisch) D.G. Mann (Б); *L. mutica* (Kütz.) D.G. Mann (И); *Lyrella abrupta* (W. Greg.) D.G. Mann (Б; И); *L. abruptapontica* Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert.** (Б); *L. atlantica* (A.W.F. Schmidt) D.G. Mann (Б); *L. dilatata* (A.W.F. Schmidt) Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert.* [Bas.: *Navicula lyra* var. *dilatata* A.W.F. Schmidt; Syn.: *N. lyra* var. *dilatata* H. Perag. et Perag.; *N. lyra* f. *dilatata* Tempère et Perag. as *N. lyra* var. *intermedia* f. *dilatata*] (Б); *L. hennedyi* (W. Sm.) A. Stickle et D.G. Mann (Б); *L. lyra* (Ehrenb.) Karayeva (Б; И); *L. lyroides* (Hendey) D.G. Mann (Б); *Lyrella majuscula* (Hust.) Witkowski* (Б); *Mastogloia braunii* Grunow (И); *M. erythraea* Grunow (И); *M. ovulum* Hust. (И); *M. pumila* (Cleve et Möller) Cleve (И); *M. smithii* Thwaites (Б); *M. tenera* Hust. (Б); *Navicula ammophila* var. *flanatica* (Grunow) Cleve (Б); *N. arenaria* Donkin* (Б; И); *N. besarensis* Giffen* (Б); *N. cancellata* Donkin (Б); *N. cf. cancellata*; *N. cf. duerrenbergiana* Hust.* (Б); *N. digitoradiata* (W. Greg.) Ralfs (Б; И); *N. directa* (W. Sm.) Ralfs ex A. Pritch. (Б; И); *N. glabriuscula* Hust. var. *elipsoidales* Proshk.-Lavr. (Б); *N. gregaria* Donkin (И); *N. menisculus* Schum. (И); *N. northumbrica* Donkin* (Б); *N. palpebralis* Bréb. (Б); *N. palpebralis* var. *angulosa* (W. Greg.) Van Heurck (Б); *N. palpebralis* var. *minor* Grunow (Б); *N. palpebralis* var. *semiplena* (W. Greg. ex Grev.) Cleve (Б); *N. palpebrulum* Cholnoky* (Б); *N. parapontica* Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert.** [Bas.: *N. pennata* A.W.F. Schmidt var. *pontica* Mereschk.] (Б; И); *N. peregrina* (Ehrenb.) Kütz. (И); *N. ramosissima* (C. Agardh) Cleve (Б; И); *N. salinarum* Grunow (Б; И); *N. scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereschk. (Б); *N. veneta* Kütz. (Б); *Navicula* sp.136/23 (Б); *Navicula* sp.B1 (Б); *Navicula* sp.B2 (Б); *Navicula* sp.B3 (Б); *Nitzschia acuminata* (W. Sm.) Grunow [Bas.: *Tryblionella acuminata* W. Sm.] (Б; И); *N. aequorea* Hust.* (Б); *N. agnita* Hust.* (Б); *N. amphibia* Grunow (Б); *N. angularis* W. Sm. var. *affinis* (Grunow) Grunow ex Van Heurck (Б); *N. capitellata* Hust. (Б); *N. coarctata* Grunow (Б; И); [Syn.: *N. punctata* f. *coarctata* (Grun.) Hust., *Tryblionella coarctata* (Grunow) D.G. Mann] (Б); *N. cf. coarctata* Grunow (Б; И); *N. compressa* (J.W. Bailey) Boyer [Bas.: *Pyxidicula compressa* J.W. Bailey; Syn.: *Tryblionella punctata* W. Sm., *N. punctata* (W. Sm.) Grunow, *T. compressa* (J.W. Bailey) Poulin] (Б; И); *N. constricta* (Kütz.) Ralfs [Bas.: *Synedra constricta* Kütz.; Syn.: *N. apiculata* (Gregory) Grunow; *Synedra constricta* Kütz., *Tryblionella apiculata* (Gregory) Grunow] (Б); *N. dissipata* (Kütz.) Grunow (Б; И); *N. distans* W. Greg. (Б); *N. dubia* W. Sm. (И); *N. fonticola* Grunow (Б); *N. frequens* Hust.* (Б); *N. frustulum* (Kütz.) Grunow (Б; И); *N. gracilis* Hantzsch (Б); *N. granulata* Grunow [Syn.: *Tryblionella granulata* (Grunow) D.G. Mann] (Б; И); *N. insignis* W. Greg. (Б); *N. lanceolata* W. Sm. (Б; И); *N. liebetruthii* Rabenh. (Б); *N. longissima* (Bréb. ex Kütz.) Grunow emend. Shorenko, Davidovich, Davidovich [Bas.: *Ceratoneis longissima* Bréb. ex Kütz.; Syn.: *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow f. *parva* Van Heurck; *N. birostrata* W. Sm.; *N. reversa* W. Sm.] (Б); *N. lorenziana* Grunow (Б); *N. ovalis* Arnott ex Cleve et Grunow (Б); *N. palea* var. *capitata* Wislouchow et Poretzky (И); *N. pellucida* Grunow (Б; И); *N. perindistincta* Cholnoky* (Б); *N. persuadens* Cholnoky* (Б); *N. scalpelliformis* (Grunow) Grunow (Б); *N. sigma* (Kütz.) W. Sm. (Б; И); *N. sigmoidea* (Nitzsch) W. Sm. (И); *N. tryblionella* Hantzsch (И); *Parlibellus delognei* (Van Heurck) E.J. Cox (Б; И); *P. hamulifer* (Grunow) E.J. Cox (Б); *P. plicatus* (Donkin) E.J. Cox (Б);

Parlibellus sp.B1 (Б); *Petrodictyon gemma* (Ehrenb.) D.G. Mann (Б; И); *Petroneis humerosa* (Bréb. ex W. Sm.) A. Stickle et D.G. Mann (Б); *Pinnularia claviculus* (W. Greg.) Rabenh.* (Б); *P. cruciformis* (Donkin) Cleve (Б; И); *P. lundii* Krammer (Б; И); *P. quadratarea* (A.W.F. Schmidt) Cleve (Б; И); *Plagiotropis elegans* (W. Sm.) Grunow (Б); *P. lepidoptera* (W. Greg.) Kuntze (Б); *P. pusilla* (W. Greg.) Kuntze* (Б); *Planothidium campechianum* (Hust.) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bert.* (Б); *P. cf. diplopunctatum* (Simonsen) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin* (Б); *P. delicatulum* (Kütz.) Round et Bukht. (Б); *P. cf. delicatulum* (Б); *P. dispar* (Cleve) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bert. (Б); *Planothidium lanceolatum* (Bréb. ex Kütz.) Bukht. (Б); *Pleurosigma aestuarii* (Bréb. ex Kütz.) W. Sm. (Б); *P. angulatum* (Queeck.) W. Sm. (Б; И); *P. clevei* Grunow* (Б); *P. elongatum* W. Sm. (Б); *P. rigidum* W. Sm. (Б); *Psammodictyon panduriforme* (W. Greg.) D.G. Mann (Б); *P. panduriforme* var. *continua* (Grunow) P.J.M. Snoeijjs* (Б); *P. roridum* (Giffen) D.G. Mann* (Б; И); *Rhoicosigma compactum* (Grev.) H. Perag.* (Б); *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bert. (Б; И); *Rhopalodia musculus* (Kütz.) O. Müll. (Б; И); *Seminavis* sp.1 (Б); *Seminavis* sp.2 (Б); *Stauronella indubitabilis* Lange-Bert. et Genkal (Б); *Stauriphora salina* (W. Sm.) Mereschk. (Б); *Surirella brebissonii* Krammer et Lange-Bert. (И); *S. fastuosa* (Ehrenb.) Ehrenb. (Б; И); *Toxonidea insignis* Donkin* (Б); *Trachyneis aspera* (Ehrenb.) Cleve (Б; И)

Примечание: * – виды, новые для диатомовой флоры Черного моря; ** – виды, описанные ранее как новые для науки; Б – полигон Бельбек вместе с контрольной станцией R3; И – полигон Инкерман.

Таким образом, на исследованных полигонах отмечено 48 видов, новых для диатомовой флоры Черного моря, два вида, описанных нами ранее как новые для науки (Nevrova et al., 2013; Witkowski et al., 2010). Обнаружено 4 рода, новых для Черного моря: *Astartiella* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin, *Amicula* Witkowski, *Cocconeopsis* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin, *Rhoicosigma* Grunow, представленные видами: *Astartiella bahusien-sis*, *Amicula speculum*, *Cocconeopsis fraudulentata*, *Rhoicosigma compactum*. Отмечены также 3 вида, не встреченные в Черном море на протяжении последних 50 (*Navicula glabriuscula* var. *elipsoidales*) и 100 лет исследований (*Navicula scabriuscula*, *Toxonidea insignis*). Ряд обнаруженных видов не удалось идентифицировать до видового уровня, т.к. они требуют дальнейшего накопления материала.

В таксоцено диатомовых бентоса рыхлых субстратов на исследованных полигонах Бельбек и Инкерман наиболее широко были представлены роды *Nitzschia* (32 вида и ввт), *Amphora* (24), *Navicula* (27), *Cocconeis* (19), *Diploneis* (15).

Количественное распределение донных диатомовых в пределах полигона установлено на основе расчета численности и числа видов на каждой станции. Показатели их развития, включая соотношение между числом доминантов и общим числом видов, представлены в табл. 2.

Для станций полигона Бельбек доля доминирующих видов в структуре таксоцено изменялась от 24,3 (ст. B2) до 67,7 % (ст. B1) общего числа, в среднем составляя $50,2 \pm 7,2$ % общего числа найденных видов для всего полигона. Для станций полигона Инкерман их доля варьировала от 28,6 (ст. I3) до 50 % (ст. I2), составляя в среднем $40,7 \pm 9,2$ %.

Показатели развития диатомовых и доля (%) видов-доминантов (SpN_{dom}) от общего их числа (SpN_{total}) на полигонах Бельбек и Инкерман

Станция	Глубина, м	Общая численность, экз.·см ⁻²	SpN_{total}	SpN_{dom}	SpN_{dom}/SpN_{total} , %
Бельбек					
B1	6	658730	97	67	67,7
B2	6	36020	103	25	24,3
B3	6	48500	51	26	51,0
B4	10	199840	78	45	57,7
B5	7	191890	116	52	44,8
B6	19	141650	104	40	38,5
B7	18	160290	96	43	44,3
B8	19	290540	87	58	65,2
B9	12	265920	102	60	58,8
	14	140170	119	44	37,0
Инкерман					
I1	2	123750	56	27	47,4
I1A	6	61500	37	18	48,6
I2	6	92250	48	24	50,0
I3	8	85500	49	14	28,6
I5A	9	51750	53	17	32,1
I6	10	69000	55	22	37,3

Очевидно, что наибольшие показатели количественного развития, общего видового богатства и числа доминирующих видов диатомовых отмечаются в местообитаниях на полигоне Бельбек и контрольной точке R3, которые характеризуются более низкими показателями загрязнения грунтов различными техногенными поллютантами.

По результатам кластерного и MDS-анализа (на основе коэффициента сходства Брэй-Куртиса для $\sqrt[4]{}$ -трансформированной матрицы численности), на уровне 38 % сходства выделены две группы станций с соответствующими комплексами диатомовых (рис. 2). Первая группа комплексов соответствовала шести станциям полигона Инкерман, вторая – девяти станциям полигона Бельбек и R3. Такой низкий уровень сходства между исследованными полигонами указывает на своеобразие структуры каждого из таксоценов.

Шесть станций полигона Инкерман разделились на две компактные пространственные группировки на уровне сходства около 60 % показателей численности и числа видов таксоцена диатомовых (см. рис. 2). Станции первой группы кластера (I1, I1A и I2) расположены в более мелководной части полигона, станции второй группы (I3, I5A и I6) локализованы во внешней, более глубоководной части. Полигон Инкерман характеризуется самым высоким уровнем загрязнения донных отложений техногенными поллютантами различного состава (см. табл. 2).

Десять станций полигона Бельбек подразделились на четыре про-

странственных группировки: на уровне сходства около 55 % выделяется комплекс диатомовых на станциях В1 и В5 (расположенных у места впадения в море речного стока и подверженных непосредственному влиянию выносимых с течением реки пресноводных видов и различных веществ, включая контаминанты), на уровне сходства около 60% – на станциях В4, В6, В7, В8, В9 (относительно дистанцированных от прямого влияния речных вод).

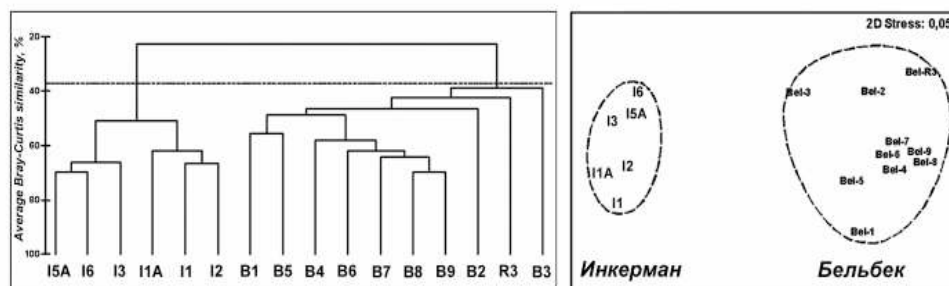


Рис. 2. Дендрограмма и группирование станций (с соответствующими комплексами диатомовых) на полигонах Бельбек и Инкерман. Расчеты выполнены на основе сходства показателей численности и числа видов таксоцена диатомовых на станциях

На уровне сходства около 40 % выделяются комплексы диатомовых на станциях В3 и В2 (также относительно дистанцированных от непосредственного воздействия вод р. Бельбек) и на контрольной станции R3 (находящейся на значительном удалении от речного устья и характеризующейся наиболее низкими показателями химического загрязнения грунтов).

Различия между комплексами диатомовых на двух полигонах статистически достоверны (отмечено высокое значение R-статистики (0,79) на 0,1 % уровне достоверности при ANOSIM-тестировании и низкий уровень 2D-стресса (0,05) при ординации на плоскости). Полученный результат свидетельствует о том, что в пределах каждого из исследованных полигонов под влиянием абиотических факторов сформированы комплексы диатомовых со своеобразной таксономической структурой и соответствующим уровнем количественного развития видов.

Флористическое сходство таксоценов диатомовых водорослей на полигонах Бельбек и Инкерман, оцененное по коэффициенту сходства Брэй-Куртиса, составило 43,4 %, что свидетельствует о своеобразии видового состава каждого из исследованных участков побережья.

Из общего списка видов для каждого полигона выделен ведущий комплекс видов по параметрам их количественного развития и встречаемости. 21 вид-доминант в таксоцене диатомовых полигона Бельбека составляет 61 % общей численности; в таксоцене полигона Инкерман – 92 % численности соответственно. Из них 5 видов являются типично пресноводными формами, выносимыми течением рек в зону морской сублиторали. На полигоне Бельбек эти 5 пресноводных видов составляют около 15 % общей плотности поселения таксоцена

диатомовых: *Ulnaria ulna* (средняя численность на полигоне 9750 экз.·см⁻²), *Encyonema caespitosa* (7575), *Diatoma vulgare* f. *breve* (5850), *Symbella tumida* (5025), *C. helvetica* (4125). На полигоне Инкерман 5 доминирующих пресноводных видов составляют около 12 % общей численности: *Puncticulata radiosa* (средняя численность 5875 экз.·см⁻²), *Nitzschia sigmaidea* (2000), *Encyonema caespitosum* (875), *Cyclotella comensis* и *C. ocellata* (750). Поскольку крымские реки маловодны большее время года, показатели солености воды даже у самого места впадения рек в море (ст. П1 у Инкермана и ст. В1 у Бельбека) не опускались ниже 17,8–17,9 ‰. Ни один из пяти перечисленных видов не был отмечен на контрольной точке R3. По мере удаления от устья р. Бельбек (ст. В6, В7, В8, В9) виды *Ulnaria ulna*, *Diatoma vulgare* f. *breve* и *Symbella tumida* более не встречались, вид *C. helvetica* отмечен лишь на ст. 9 и только *Encyonema caespitosa* зарегистрирован на всех станциях полигона с высокими показателями развития. Такая же ситуация наблюдается и на полигоне Инкерман – по мере удаления от устья р. Черная вид *Nitzschia sigmaidea* уже не встречался ни на одной из станций, кроме ст. П1; виды *Puncticulata radiosa*, *Cyclotella comensis* и *C. ocellata* отсутствовали на станциях I3, I5A и I6. Вид *Encyonema caespitosa* на станциях I2, I3, I5A и I6 отмечался лишь единично.

Это позволяет утверждать с большой вероятностью, что дальнейшее развитие пресноводных видов в таксоценозе диатомовых не происходит, и структуру таксоценоза диатомовых бентоса в основном формируют морские виды и виды-убиквисты (к которым, по-видимому, следует отнести *Encyonema caespitosa*).

При ранжировании видов-доминантов по численности в каждом из районов выделены группы из доминирующих 16 видов. Все они принадлежат к морским и солоноватоводным формам. В районе полигона Бельбек 16 видов-доминантов составляют около 47 % общей плотности поселения донных диатомовых: *Navicula* sp. В1 (средняя численность на полигоне 11700 экз.·см⁻²), *Amphora proteus* (10125), *A. marina* (9750), *Nitzschia spathulata* (8400), *N. aequorea* (7950), *Navicula* sp. В2 (7875), *Halamphora coffeaeformis* (5775), *Thalassionema nitzschioides* (5325), *Pleurosigma aestuarii* (4800), *Navicula parapontica* (4200), *Bacillaria paxillifera* (4125), *Seminavis* sp. 1 (3900), *Nitzschia sigma* (3750), *Fallacia subforcipata* (3675), *Diploneis bombus* (3600), *Psammodictyon roridum* (3525).

В районе полигона Инкерман около 79 % общей численности составляют 16 видов-доминантов: *Nitzschia compressa* (средняя численность на полигоне 16375 экз.·см⁻²), *Nitzschia sigma* (9125), *Tabularia gaillonii* (5250), *Cocconeis euglypta* (5000), *Melosira moniliformis* (3750), *Tabularia tabulata* (3500), *Nitzschia acuminata* (2875), *Cocconeis scutellum* (2500), *Diploneis smithii* (2125), *D. vacillans* (1875), *Bacillaria paxillifera* (1875), *Rhoicosphenia abbreviata* (1750), *Achnanthes brevipes* (1375), *Cocconeis placentula* (1250), *Gyrosigma balticum* (1250), *Navicula gregaria* (1125).

Фотографии доминирующих видов таксоценоза бентосных диатомовых на рыхлых грунтах полигонов Бельбек (табл. I), Инкерман (табл. II),

а также новых и редких флористических находок (табл. III) представлены ниже.

В следующей части нашей работы проведена количественная оценка таксономического разнообразия диатомовых на основе расчета средней степени филогенетического сходства между встреченными видами (Warwick, Clarke, 1998, 2001).

Большинство методов оценки биоразнообразия, применяемых для экологического мониторинга морских и пресноводных экосистем, основаны на данных о численности и видовому богатству. Множество одномерных индексов разнообразия, объединяющих видовое богатство, обилие и выровненность, используются для оценки воздействия факторов окружающей среды на биоту, особенно в бентосных сообществах. Традиционные индексы (Шеннона, Пилу, Маргалефа, Симпсона) часто неприменимы для оценки воздействия факторов окружающей среды на биоту в больших пространственно-временных пределах, особенно в сообществах бентоса (Magurran, 2004; Karydis, 2009).

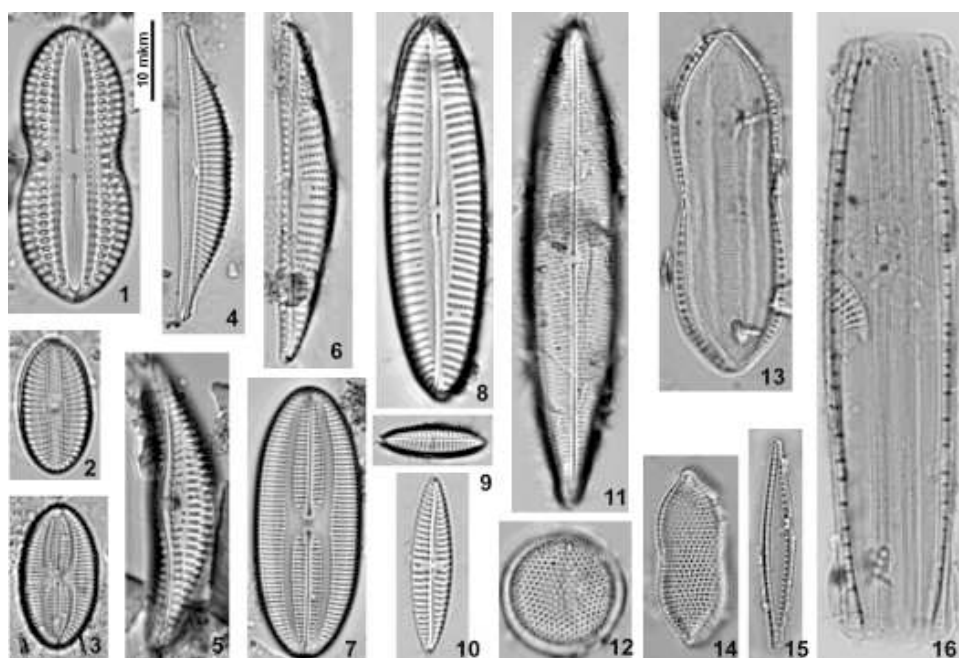


Табл. I. Доминирующие виды таксоцена бентосных диатомовых на полигоне Бельбек: 1 – *Diploneis bombus*; 2 – *Diploneis* sp.1; 3 – *Fallacia subforcipata*; 4 – *Halamphora coffeaeformis*; 5 – *Amphora proteus*; 6 – *Seminavis* sp. 1; 7 – *Fallacia forcipata*; 8 – *Navicula palpebralis* var. *semitplena*; 9 – *Navicula* sp. B2; 10 – *N. parapontica*; 11 – *Parlibellus hamulifer*; 12 – *Thalassiosira parva*; 13 – *Psammodictyon roridum*; 14 – *Nitzschia* cf. *coarctata*; 15 – *N. aequorea*; 16 – *N. spathulata*. Шкала 10 мкм

Применение традиционных индексов оценки видового разнообразия, основанных на показателях видового богатства, обилия и выровненности, также оказывается нецелесообразным при определении

влияния факторов окружающей среды на изменения таксоценоза донных диатомовых водорослей.

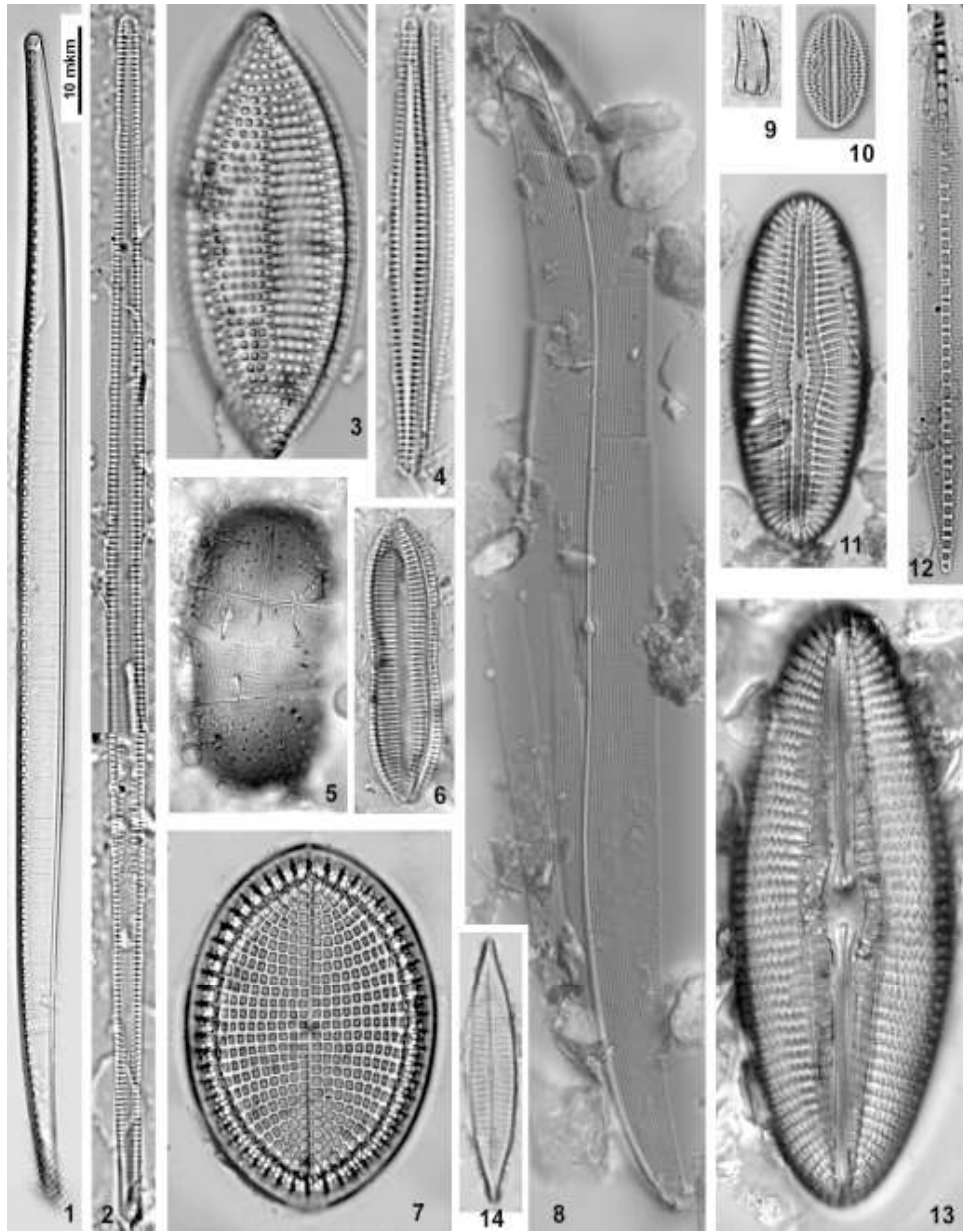


Табл. II. Доминирующие виды таксоценоза бентосных диатомовых на полигоне Инкерман: 1 – *Nitzschia sigma*; 2 – *Tabularia gaillonii*; 3 – *Nitzschia compressa*; 4 – *Tabularia tabulata*; 5 – *Melosira moniliformis*; 6 – *Nitzschia acuminata*; 7 – *Cocconeis scutellum*; 8 – *Gyrosigma acuminatum*; 9 – *Rhicosphenia abbreviata*; 10 – *Cocconeis euglypta*; 11 – *Diploneis vacillans*; 12 – *Bacillaria paxillifera*; 13 – *Diploneis smithii*; 14 – *Navicula gregaria*. Шкала 10 мкм

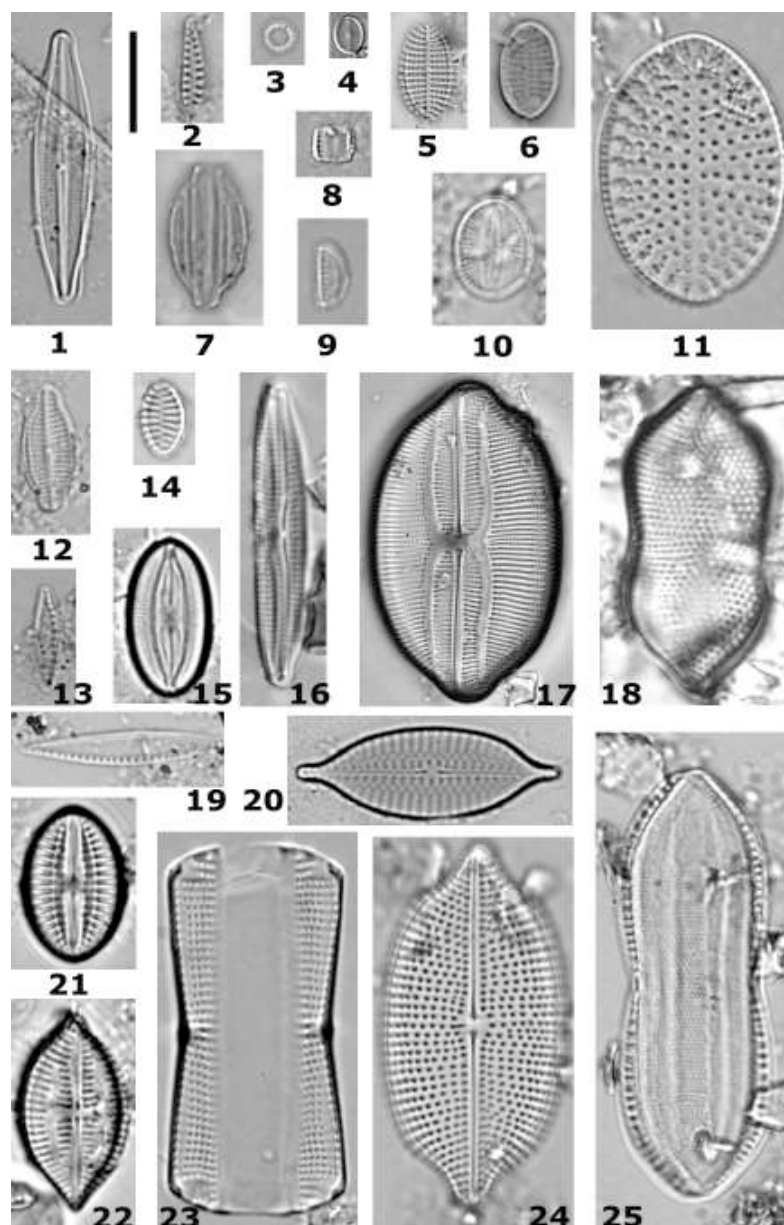


Табл. III. Виды, новые и редкие для флоры Черного моря, отмеченные на полигоне Бельбек и R3: 1 – *Astartiella bahusensis*; 2 – *Opephora minuta*; 3 – *Cyclotella choktawhatcheeana*; 4 – *Amicula speculum*; 5 – *Cocconeis pseudocostata*; 6 – *C. peltoides*; 7 – *Halamphora tenerima*; 8 – *Opephora krumbeinii*; 9 – *Amphora helenensis*; 10 – *C. pelta*; 11 – *C. guttata*; 12 – *Karayevia amoena*; 13 – *Nitzschia perindistincta*; 14 – *Fragilaria improbula*; 15 – *Fallacia oculiformis*; 16 – *Encyonopsis microcephala*; 17 – *Lyrella dilatata*; 18 – *Psammodictyon panduriforme* var. *continua*; 19 – *N. frequens*; 20 – *Fogedia giffeniana*; 21 – *Diploneis mirabilis*; 22 – *Fogedia finmarchica*, 23 – *Navicula northumbrica*, 24 – *N. besarensis*, 25 – *Psammodictyon roridum*. Шкала 10 мкм

В последнее десятилетие в практике биомониторинга все шире применяется метод оценки биоразнообразия, основанный на расчете среднего таксономического соотношения между видами в сообществе (Warwick, Clarke, 1998, 2001). Для проведения данных расчетов требуется составление объединенного мастер-листа.

Существенные изменения в систематике и накопление новых данных требуют ревизии всех сведений о диатомовых Черного моря. К сожалению, даже последние синописы (Рябушко, 2006, 2013; *Algae ...*, 2009) не объединили имеющуюся информацию. В результате объединения материалов собственных исследований (1985–2011) и опубликованных данных по 5 регионам (шельфы Болгарии, Румынии, Северо-западной части, Крыма и Кавказа) создана и постоянно пополняется таксономическая база бентосных диатомовых Черного моря (Nevrova, 2012). К настоящему времени в обновленный чек-лист входят 1100 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих к 954 видам, 143 родам, 61 семейству, 32 порядкам и 3 классам *Bacillariophyta*. При составлении списка учтены все изменения и дополнения в таксономической системе (Round et al., 1990; Witkowski et al., 2000; Fourtanier, Kociolek, 2007, 2011; Levkov, 2009; Reid, 2012).

Общий список диатомовой флоры Черного моря (1100 видов и ввт) агрегирован по 7 иерархическим уровням (от ввт до отдела) и использован для построения 95 % вероятностного эллипса, на котором распределены значения AvTD (Δ^+) и VarTD (Λ^+) для каждой из исследованных станций на полигонах (рис. 3).

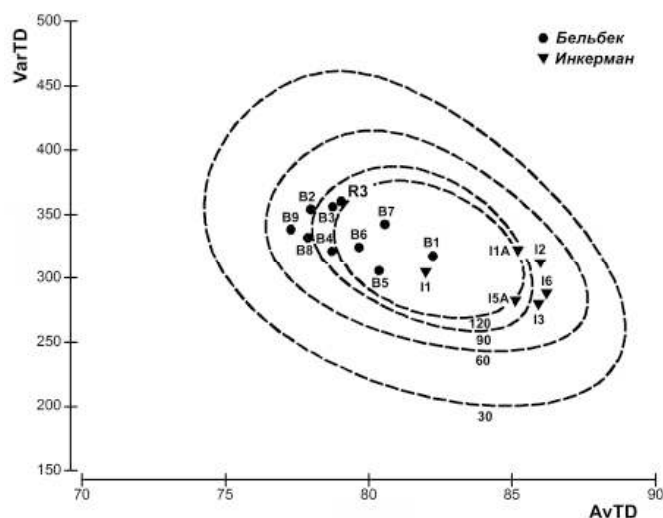


Рис. 3. Эллипс (95 % вероятности), отражающий распределение значений индексов таксономической отличительности AvTD (Δ^+) и VarTD (Λ^+) для каждой из 16 исследованных станций на полигонах Бельбек, Инкерман и R3, рассчитанных на основе мастер-листа для всего Черного моря

Местоположение точек на графике представляет среднюю вертикальную выровненность распределения таксонов вдоль иерархического древа (AvTD) и их горизонтальную вариабельность (VarTD). Совместная оценка этих двух показателей необходима для определения возможного влияния гетерогенных условий биотопа на разнообразие сообщества (Warwick, Clarke, 1998, 2001).

Точка, соответствующая значениям индексов Δ^+ и Λ^+ для ст. В1 (расположенной напротив устья р. Бельбек), размещена вблизи центра эллипса, т.е. значения $\Delta^+ = 83.5$ и $\Lambda^+ = 306$ близки к среднеожидаемым значениям индексов таксономической отличительности, рассчитанных для всего Черного моря. Это означает, что таксономическая структура таксоцены диатомовых на ст. В1 близка к структуре *Bacillariophyta* всего Черного моря. То же самое можно сказать о таксоцене диатомовых на ст. П1, расположенной напротив устья р. Черной.

Показатели средней таксономической отличительности (AvTD) для ст. I3 и I6 достигают наивысших значений ($\Lambda^+ = 85.9-86.1$), наряду с самыми низкими значениями ее вариабельности (VarTD), и расположены в правой нижней части эллипса. Это вызвано наличием бóльшей доли, по сравнению с комплексами диатомовых на других станциях, моно- и олиговидовых ветвей в иерархической структуре таксоценов рассматриваемых станций. Иными словами, чем больше в структуре таксоцены встречается моно- и олиговидовых отдельных ветвей, которые замыкаются на высоких уровнях иерархии, тем выше среднее значение индекса Δ^+ . Хотя видовое богатство диатомовых на этих двух станциях было велико (49 и 55, соответственно), видовая насыщенность комплекса на уровнях вид/род, вид/семейство и вид/порядок была самая низкая (на ст. I3 – 1,75, 2,04 и 2,88, на ст. I6 – 1,77, 2,03 и 2,89 соответственно).

Снижение таксономического разнообразия может быть связано с редуцированием структуры таксономического древа под влиянием постоянного негативного воздействия, когда из поливидовых ветвей исчезают отдельные виды с невысокой устойчивостью к внешним факторам и в структуре древа начинают преобладать олиговидовые ветви (Warwick, Clarke, 2001; Warwick et al., 2002; Leonard et al., 2006). В данном случае нативная вертикальная структура вдоль таксономического древа становится относительно более уплощенной и виды замыкаются в общем узле, соответствующем более низкому таксономическому уровню (род или семейство) (Leira et al., 2009).

Напротив, расположение ст. В2, В3 и R3 в левой верхней части эллипса выявляет выраженную обратную связь. Значение Λ^+ в этих точках максимально (360–372), что указывает на широкую вариабельность и невыровненность иерархической структуры вдоль таксономического древа, а также бóльшую долю поливидовых ветвей, по сравнению с среднеожидаемым значением таксономической отличительности, рассчитанным для всего Черного моря. Видовая насыщенность комплекса диатомовых на ст. R3 достигает наивысших величин

(2,77, 4,58 и 8,5, на таксономических уровнях вид/род, вид/семейство и вид/порядок соответственно).

Таким образом, рассчитанные величины индексов таксономической отличительности характеризуют таксоцены диатомовых в более загрязненном местообитании на полигоне Инкерман, как содержащий большую долю моно- и олиговидовых таксономических ветвей в иерархической структуре, по сравнению с большей долей поливидовых ветвей, широкой вариабельностью и невыровненностью таксономической структуры таксоцены диатомовых в относительно чистом районе открытого побережья Бельбека.

Подобная сравнительная оценка таксономического разнообразия таксоцены диатомовых ранее была проведена для Балаклавской (Petrov et al., 2010) и Севастопольской бухт (Неврова, 2013). Результаты исследований показали, что таксономическая структура диатомовых сообществ в сильно загрязненных участках бухт характеризуется пониженным таксономическим разнообразием, по сравнению с его среднеожидаемым уровнем для флоры донных диатомовых всего Чёрного моря. В биотопах с наиболее сильным уровнем загрязнения техногенными поллютантами (внутренние части бухт) отмечены наибольшие значения среднего индекса таксономической отличительности, что вызвано наличием моно- и олиго-видовых ветвей, замыкающихся на высоких иерархических уровнях семейств или порядков. Структура древа в относительно менее загрязненных внешних частях бухт описывается значениями индекса AvTD, близкими к среднеожидаемому уровню и находящимися в пределах 95 % границы вероятности.

В местообитаниях условно чистых или с пониженным уровнем техногенного воздействия в структуре таксоцены диатомовых преобладали поливидовые ветви, агрегирующиеся в иерархическом древе на уровне родов. Согласно полученным данным, можно предположить, что вариабельность биотопических условий и градиент физико-химических факторов вдоль исследованных черноморских бухт приводит к изменению количественных показателей и уменьшению видового и таксономического разнообразия в таксоцене диатомовых при долговременном воздействии техногенных загрязнений.

Заключение

При исследовании относительно чистого открытого побережья у места впадения р. Бельбек (полигон Бельбек) обнаружено 276 видов и внутривидовых таксонов донных диатомовых водорослей; в сильно загрязненной внутренней части Севастопольской бухты у места впадения р. Черная (полигон Инкерман) отмечено 116 видов и ввт. Общее число для двух полигонов составило 307 видов и ввт, принадлежащих к 294 видам, 82 родам, 46 семействам, 25 порядкам, 3 классам отдела *Bacillariophyta*. Отмечено 48 видов, новых для диатомовой флоры Черного моря. Выявлены различия в структурных характеристиках таксоцены донных диатомовых на двух полигонах,

различных по экологическим условиям и степени антропогенного загрязнения. По значениям численности и видового богатства установлено, что в пределах каждого из полигонов формируются соответствующие таксоценотические комплексы, характеризующиеся определенной таксономической структурой.

Среди 21 вида-доминанта (61 % общей численности таксоцено диатомовых на полигоне Бельбек и 92 % на полигоне Инкерман) четыре вида являются пресноводными формами, 1 относится к убиквистам, остальные 16 видов – к морским и солоноватоводным.

На основе списка диатомовой флоры Черного моря (1093 вида и ввт) рассчитаны средние значения индекса таксономической отличительности (Δ^+) и его варибельности (Λ^+) для каждой из исследованных станций. Установлено, что величины индекса на изученных полигонах близки к среднеождаемым значениям для всего Черного моря ($\Delta^+ = 83,5$; $\Lambda^+ = 306$). Иерархическая структура таксоцено диатомовых на полигоне Инкерман содержит бóльшую долю моно- и олиговидовых таксономических ветвей, замыкающихся на высоких иерархических уровнях семейства или порядка, по сравнению с бóльшей долей поливидовых ветвей, агрегирующихся на уровне родов, широкой варибельностью и невыровненностью структуры таксоцено диатомовых этого полигона.

Полученные результаты обеспечивают статистически надежные выводы об особенностях структуры и таксономического разнообразия бентосных диатомовых сообществ, формирующихся под воздействием различных природных и антропогенных факторов в прибрежной части юго-западного Крыма.

Автор благодарит к.б.н. А.Н. Петрова (ИнБЮМ НАНУ) за помощь в проведении статистического анализа и ценные замечания при подготовке работы, к.б.н. Н.К. Ревкова (ИнБЮМ НАНУ) за помощь в проведении съемок и критические замечания, а также проф. А. Витковски и проф. Х. Ланге-Берталот (Университет Щецина, Польша) за предоставленное оборудование для микрофотосъемок и консультации при идентификации Bacillariophyta. Исследование частично финансировано Агентством по охране окружающей среды (США) при содействии Украинского научно-технологического центра (Киев), проект P-277a (2009–2010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив: Pil. Stud., 2006. – 498 с.
- Гуляков Н.Е., Загордонец О.А., Герасимюк В.П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. – Киев: Наук. думка, 1992. – 115 с.
- Диатомовый анализ. – М.: Госгеолитиздат, 1950. – Т. 3. – 398 с.
- Диатомовые водоросли СССР. – Л.: Наука, 1974. – Т. 1. – 403 с.
- 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.
- Неврова Е.Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) в Севастопольской бухте (Чёрное море) // Мор. экол. журн. – 2013. – **12**, № 3. – С. 55–67.
- Петров А.Н., Неврова Е.Л. Сравнительный анализ структуры таксоцены донных диатомовых (*Bacillariophyta*) в районах с различным уровнем техногенного загрязнения (Черное море, Крым) // Мор. экол. журн. – 2004. – **3**, № 2. – С. 72–83.
- Петров А.Н., Неврова Е.Л., Малахова Л.В. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Черное море, Крым) // Там же. – 2005. – **4**, № 3. – С. 65–77.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 243 с.
- Ревков Н.К., Неврова Е.Л. Изучение особенностей структуры таксоцены бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) с помощью методов многомерной статистики (бухта Ласпи, Черное море, Украина) // Альгология. – 2004. – **14**, № 2. – С. 161–170.
- Рябушко Л.И. Микроводоросли бентоса Черного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 143 с.
- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Черного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.
- 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. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2009. – 413 p.
- Burgess R.M., Konovets I.M., Kipnis L.S. et al. Distribution, magnitude and characterization of the toxicity of Ukrainian estuarine sediments // Mar. Pollut. Bull. – 2011. – **62**. – P. 2442–2462.
- Campbell W.B., Novelo-Gutierrez R. Reduction in odonate phylogenetic diversity associated with dam impoundment is revealed using taxonomic distinctness // Fund. and Appl. Limnol. – 2007. – **168**. – P. 83–92.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER v5: User Manual. Tutorial. – Plymouth: PRIMER-E, 2001. – 92 p.
- Fourtanier E., Kociolek J.P. Catalogue of Diatom Genera // Diatom Res. – 1999. – **14**, N 1. – P. 1–190.
- Fourtanier E., Kociolek J.P. Catalogue of Diatom Names. – California Acad. Sci., on-line Version. Comp. E. Fourtanier & J.P. Kociolek. – 2007. Available online at <http://www.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>.

- International Plant Names Index*. – 2012. Available online at <http://www.ipni.org>.
- Izsak C., Price A.R.G., Hardy J.T., Basson P.W.* Biodiversity of periphyton (diatoms) and echinoderms around a refinery effluent, and possible associations with stability // *Aquat. Ecosyst. Health & Manag.* – 2002. – **5**, N 1. – P. 61–70.
- Karydis M.* Eutrophication assessment of coastal waters based on indicators: a literature review // *Global NEST J.* – 2009. – **11**, N 4. – P. 373–390.
- Leira M., Chen G., Dalton C., Irvine K., Taylor D.* Patterns in freshwater diatom taxonomic distinctness along an eutrophication gradient // *Freshwat. Biol.* – 2009. – **54**. – P. 1–14.
- Leonard D., Clarke K., Somerfield P., Warwick R.* The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessment // *J. Environ. Manag.* – 2006. – **78**. – P. 52–62.
- Levkov Z.* *Amphora sensu lato* // *Diatoms of Europe*. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2009. – Vol. **5**. – 916 p.
- Magurran A.E.* *Measuring Biological Diversity*. – Oxford: Black. Publ., 2004. – 256 p.
- Nevrova E.L., Petrov A., Witkowski A., Kulikovskiy M., Lange-Bertalot H.* Current state of benthic diatoms exploration in the Black Sea: diversity, taxonomic structure and response to pollution // 5th Central Europ. Diatom Meet. (24–27 March 2011, Szczecin, Poland). – Szczecin: Wydaw. Nauk. Uniw. Szczec., 2011. – P. 89–90.
- Nevrova E.* Benthic diatoms of the Black Sea: inter-regional analysis of diversity and taxonomic structure // 22 Intern. Diatom Symp., Aula Acad., Ghent (26–31 Aug. 2012): Abstracts. Spec. Publ. – 2012. – P. 35.
- Nevrova E.L., Witkowski A., Kulikovskiy M., Lange-Bertalot H.* A revision of the diatom genus *Lyrella* Karayeva (*Bacillariophyta: Lyrellaceae*) from the Black Sea, with descriptions of five new species // *Phytotaxa*. – 2013. – **83**, N 1. – P. 1–38.
- 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 Bot. J.* – 2010. – **55**, N 1. – P. 183–197.
- Petrov A.N., Nevrova E.L.* The taxonomic diversity indices of benthic diatoms at two environmentally different estuaries of SW Crimea (Black Sea) // 5 Central Europ. Diatom Meet. (24–27 March 2011, Szczecin, Poland). – Szczecin: Wydaw. Nauk. Uniw. Szczec., 2011. – P. 93–94.
- Reid G.* A revision of the family Pleurosigmaaceae. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2012. – 163 p.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Warwick R.M., Clarke K.R.* Taxonomic distinctness and environmental assessment // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – **35**. – P. 532–543.
- Warwick R.M., Clarke K.R.* Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species // *Oceanogr. and Mar. Biol. (Annual Rev.)*. – 2001. – **39**. – P. 207–231.
- Warwick R.M., Ashman C.M., Brown A.R. et al.* Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2002. – **234**. – P. 1–13.

Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine coast 1. Iconographia Diatomologica. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2000. – Vol. 7. – 926 p.

Witkowski A., Kulikovskiy M., Nevrova E., Lange-Bertalot H., Gogorev R. The genus *Navicula* in ancient basins. I. Two novelties from the Black Sea // Plant Ecology and Evolution. – 2010. – **143**(3). – P. 307 – 317.

Поступила 30 мая 2012 г.

Подписал в печать С.Ф. Комулайнен

E.L. Nevrova

Institute of Biology of Southern Seas NAS of Ukraine, 2,
Nakhimov Av., Sevastopol 99011, Ukraine

STRUCTURE AND TAXONOMICAL DIVERSITY OF BENTHIC DIATOM AT
ESTUARINES OF RIVERS BELBEK AND CHERNAYA (SOUTH-WEST CRIMEA,
UKRAINE)

Comparative analysis in the structure and taxonomic diversity of benthic diatom (*Bacillariophyta*) from two estuarines of SW Crimea: River Chernaya (Inkerman is heavy polluted area of Sevastopol Bay) and River Belbek (rather unpolluted open shore) was carried out. At Belbek area 275 sp. and ssp. were found and 116 ones – at Inkerman; the total number of diatoms registered altogether is set to 303 sp. and ssp. Based on abundance calculation results and using cluster and MDS analysis, 2 groups of stations were distinguished. First group consisted of Inkerman stations (6), whereas second group of stations (10) corresponded to Belbek area. These results bear out that the certain diatom complex is formed within each of the estuarine area and characterized by well-defined taxonomic structure. Among 21 most dominant species (61% of total abundance at Belbek and 92 % – at Inkerman), 4 species are typically freshwater forms and 1 is ubiquitous. The most common 16 species in each of the estuaries are typically marine and brackish-water forms consisted of about 47 % (in Belbek) and 79 % (in Inkerman) of total assemblage density. Based on the updated inventory of Black Sea benthic diatoms (1093 sp. and ssp.), the indices of taxonomical distinctness were calculated. These values are close to the expected mode, corresponding to structure of whole Black Sea benthic diatoms inventory (AvTD = 83.5; VarTD = 306). Phylogenetic structure of Inkerman diatom assemblage was characterized to enclose the greater share of mono- and oligo-species branches, in comparison with the larger part of poly-species branches, wide variability and unevenness structure of diatom community at Belbek.

Key words: benthic diatoms, *Bacillariophyta*, Black Sea, assemblage structure, taxonomic distinctness.