



УДК 582.261.1.574.587(262.5)

А. Н. Петров, к. б. н., ст. н. с., Е. Л. Неврова, к. б. н., ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ОЦЕНКА ВОСПРОИЗВОДИМОСТИ И ДОСТОВЕРНОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА ДИАТОМОВЫХ БЕНТОСА НА ПОЛИГОНЕ ЮГО-ЗАПАДНОГО КРЫМА

В ноябре 2009 г. на полигоне площадью 0.8 км² у места впадения в море р. Бельбек (юго-западный Крым) на песчано-илистом субстрате в диапазоне глубин 6 – 19 м выполнено 10 станций (по 6 повторностей на каждой). Обнаружено 267 видов донных диатомовых; на каждой станции доля массовых видов составляла 26.0 – 74.4 % общего числа видов. По результатам сравнительной оценки ожидаемого уровня видового богатства (S_{exp}) таксоцена диатомовых на основе 4 эстиматоров (Jack-knife-1 и 2, Chao-2 и Karakassis- S_{∞}) установлено, что S_{∞} наиболее точно оценивает показатель S_{exp} , остальные эстиматоры дают завышенную оценку (на 32 – 47 %). При анализе любой одной станции (из 10) может быть выявлено 35 % общего числа видов, любых двух станций – около 50 %. Для обнаружения 80 % общего числа видов диатомовых следует проанализировать не менее 6 станций. Оценена воспроизводимость результатов определения видового состава при сопоставлении 6 повторностей, взятых на каждой из 10 станций, а также достоверность различий между разными станциями. Средний коэффициент видового сходства для любой пары повторностей, относящихся к одной станции, достоверно выше (в 1.6 – 2.5 раза), чем коэффициент сходства между любой парой, взятой с разных станций. Достоверные различия видового состава между любыми повторностями с одной станции отсутствуют.

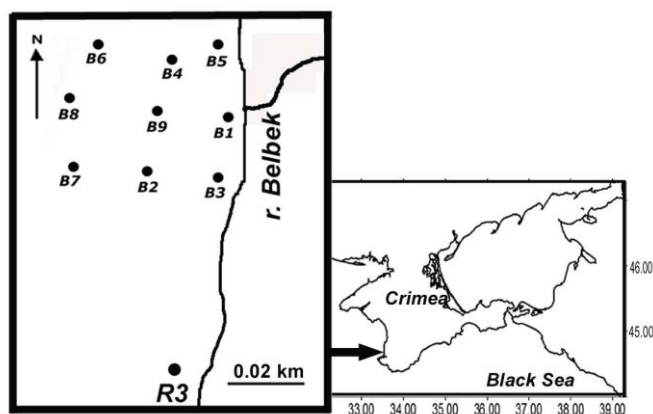
Ключевые слова: диатомовые бентоса, Bacillariophyta, видовое разнообразие, кривые накопления видов, методология оценки, Чёрное море

В исследованиях бентосных диатомовых сравнительная оценка зависимости видовой структуры и показателей разнообразия таксоцена от экологической гетерогенности биотопа является важным и недостаточно изученным вопросом [21, 26]. Видовой состав и количественное развитие массовых видов диатомовых могут существенно различаться в силу микромасштабности их распределения даже на смежных участках дна, при этом показатели видового богатства таксоцена могут изменяться, как правило, в зависимости от числа собранных проб, от корректности статистического усреднения и последующего обобщения результатов по нескольким пробам или повторностям, взятым с одной станции [4, 7, 16, 19, 24]. В таком случае оценка достоверности и воспроизводимости результатов при сравнении повторностей с отдельной станции, а также при сопоставлении нескольких станций представляет особую важность, поскольку от надёжности этих результатов зависят конечные выводы об особенностях структуры таксоцена в разных экологических условиях.

Исходя из вышесказанного, задачами данного исследования были: 1) сравнительная оценка

различий в ожидаемом уровне видового богатства и видовой насыщенности таксоцена бентосных диатомовых при рассмотрении 10 станций, взятых на участке открытого побережья с песчано-илистым субстратом; 2) статистическая оценка воспроизводимости результатов определения видового состава при изучении 6 независимых повторностей, отобранных с одной станции, а также достоверности различий видового состава между разными станциями при усреднении 6 повторностей, взятых на каждой из них.

Материал и методы. В работе использованы материалы бентосной съёмки (ноябрь 2009 г.) в акватории площадью около 0.8 км² (в дальнейшем – полигон) напротив впадения в море р. Бельбек (юго-западный Крым) (рис. 1). Всего выполнено 10 станций (по 6 повторностей на каждой) на песчано-илистом субстрате в диапазоне глубин 6 – 19 м. Пробы отбирали мейобентосной трубкой ($S = 15.9$ см²) из верхнего (2 – 3 см) слоя массива рыхлого грунта, поднятого дночерпателем Петерсена (0.04 м²).



Для более полного отделения эпилелона и эпипсаммона грунт обработан ультразвуком в течение 20 мин. Данные по видовому составу диатомовых (массовых видов) на каждой станции обобщены по результатам просчёта шести независимых повторностей на водных препаратах в камере Горяева объёмом 0.007 см^3 ($\times 400$).

Рис. 1 Схема станций, выполненных на полигоне у устья р. Бельбек (ЮЗ Крым)
Fig. 1 Schematic map of sampling stations in Belbek estuarine area (SW Crimea)

Для выявленных массовых видов рассчитана численность клеток на 1 см^2 субстрата; условная численность видов, не вошедших в количественный учёт, но отмеченных в постоянных препаратах, принята $10 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$ [5]. Полное таксономическое определение диатомовых для каждой станции, включающее верификацию массовых видов, выявленных при просмотре водных препаратов и идентификацию остальных видов, не вошедших в учёт, но обнаруженных в пробах, проведено под микроскопом Carl Zeiss Axiostar ($\times 1000$) на постоянных препаратах, изготовленных по стандартной методике холодного сжигания в кислотах [3]. При идентификации использованы определители [1, 2, 3, 6, 30]. Систематическое разнообразие Bacillariophyta приведено по [22], с последующими добавлениями [14, 15, 30].

Составлен полный список видов донных диатомовых исследуемого полигона. В дальнейшем эти реальные данные по видовому богатству сравнивались с теоретически ожидаемыми значениями, полученными на основе расчётно-статистических методов.

Количественное распределение донных диатомовых в пределах полигона оценено на основе расчёта численности и числа видов на каждой станции. Для изучения особенностей структуры таксоцена применены алгоритмы многомерного статистического анализа, а также некоторые широко используемые индексы разнообразия: Шеннона, Маргалёфа, Пилу (пакет PRIMER v5.2) [11]. Сходство между станциями оценивалось по коэффициенту Брэй-Куртиса на основе матрицы исходной численности диатомовых, трансформированной в степени 0.25 (для нивелирования разброса исходных данных по численности). Оценка достоверности различий видовой структуры таксоцена диатомовых проведена на основе алгоритма сравнения вариабельности

средних значений ранговых сходств (R-статистика) для 1-уровневого теста по методу многократных случайных перестановок (далее – рандомизация). С целью принятия или отвержения нуль-гипотезы выполнено попарное сравнение всех повторностей, относящихся к разным станциям, по сравнению с вариабельностью степени сходства между любой парой повторностей из одной станции [10].

Сравнительные прогностические расчёты ожидаемого числа видов на каждой из станций проведены на основе широко применяемых алгоритмов экстраполяции видового богатства (в дальнейшем – эстиматоров) из групп Chao и Jack-knife [9, 12, 13, 29], формулы расчёта которых включены в пакет PRIMER v5.2, а также графического S_{∞} -метода, основанного на алгоритмах регрессионного анализа [20, 28].

Сравнение станций по уровню видового богатства, расчёт которого основан на различном характере ожидаемого накопления видов диатомовых в разных по числу клеток условных выборках (10, 20, ... 500), случайным образом многократно отобранных из всего множества особей в конкретной полной пробе, выполнено на основе метода «случайного разрежения» (rarefaction) [18, 24, 25].

Результаты и обсуждение. По результатам изучения водных и постоянных препаратов на 10 станциях полигона в районе устья р. Бельбек обнаружено 267 видов и внутривидовых таксонов (ввт) донных диатомовых. Для разных станций доля массовых видов менялась от 26.0 % (ст. В2) до 74.4 % (ст. В1) общего числа обнаруженных на станции видов. В среднем для всего полигона доля массовых видов составила 50.2 ± 7.2 % общего числа найденных видов (табл. 1).

Табл. 1 Показатели количественного развития диатомовых и доля (%) массовых видов (SpN_{mass}) от их общего числа (SpN_{total}) на отдельных станциях полигона у устья р.Бельбек

Table 1 Total abundance (including rare species) (A , cells \cdot cm^{-2}), total number of species (SpN_{total}) and number of mass diatom species (SpN_{mass}) at the Belbek sampling area

Станция	Глубина, м	Общая числ-ть (A , кл \cdot cm^{-2})	Общее число видов (SpN_{total})	Число массовых видов (SpN_{mass})	% SpN_{mass} от SpN_{total}
B1	6	658730	90	67	74.4
B2	6	36020	104	27	26.0
B3	6	48500	51	26	51.0
B4	10	199840	79	45	57.0
B5	7	191890	116	52	44.8
B6	19	141650	105	40	38.1
B7	18	160290	98	44	44.9
B8	19	290540	88	59	67.0
B9	12	265920	103	61	59.2
R3	14	140170	111	44	39.6

Результаты оценки доли (%) теоретически ожидаемого видового богатства (S_{exp}) от числа реально обнаруженных видов (S_{obs}) показали, что полученное на основе эstimатора S_{∞} ожидаемое число видов ($S_{exp} = 295$) со-

ставляет около 110 % от реально выявленного их числа (267) при учёте всех станций полигона. Остальные эstimаторы дают более завышенные результаты (до 132 – 147 %) при оценке показателя S_{exp} . (табл. 2).

Табл. 2 Ожидаемое видовое богатство на полигоне (по данным разных эstimаторов) и доля (%) ожидаемого (S_{exp}) от реально найденного (S_{obs}) числа видов

Table 2 Expected species richness and ratio (%) between theoretically expected (S_{exp}) and really observed (S_{obs}) species number by results of the different estimators

Эstimатор	Ожидаемое число видов	S_{exp}/S_{obs} , %
Chao-2	357	133.7
Jackknife-1	352	131.8
Jackknife-2	393	147.2
S_{∞}	295	110.5

Следовательно, чтобы реально обнаруженное число видов было близким к ожидаемому, число проб на полигоне должно быть увеличено до 50 – 60, что практически невыполнимо.

Сходно с нашими результатами, в работах других авторов все эstimаторы показали зависимость точности оценки от общего числа рассмотренных проб [12, 23, 26]. В аналитической модели изменения ожидаемого числа видов (S_{exp}) в рандомизированном ряду проб (от 1 до 100) рассчитано, что приемлемая точность оценки S_{exp} может быть достигнута лишь для части ряда, превышающей первые 30 – 40 % числа проб. При этом приемлемой точностью для «хороших» эstimаторов может быть признан тот уровень оценки, ко-

гда значение асимптоты эstimатора превышает реально выявленное видовое богатство не более чем на 20 % [27, 29]. В нашем случае этим критериям соответствует только эstimатор S_{∞} . Другими авторами оценка ожидаемого видового богатства на основе сравнения результатов 6 различных эstimаторов, в том числе и использованных в нашей работе, выполнена на трёх крупных группах морского бентоса (олигохеты, макробеспозвоночные, рифовые рыбы) [13]. Показано, что при рассмотрении небольшого числа проб все эstimаторы дают некоторую переоценку реально выявленного числа видов, особенно эstimаторы группы Чоа. При учёте относительно большого числа проб наиболее точная оценка

ожидаемого видового богатства получена по эстиматору S_{∞} , хотя в таком случае имела место небольшая недооценка числа видов относительно реально полученных данных. На точность оценки эстиматоров могут влиять значения численности и встречаемость видов в оцениваемых сообществах (за исключением эстиматора S_{∞}). В целом, авторами предложено считать эстиматор Chao-1 наиболее компромиссным показателем, обеспечивающим приемлемую точность оценки видового богатства для разных морских сообществ на

основе ограниченного числа анализируемых проб. В другой работе, где для макробентоса пяти районов также сравнивались эстиматоры Chao и S_{∞} , показано, что оба показателя могут давать некоторую недооценку ожидаемого видового богатства, особенно при учёте большого числа проб [28].

В общем виде характер накопления новых видов на полигоне при рассмотрении последовательности возрастающего числа станций (от 1 до 10) представлен на графике (рис. 2).

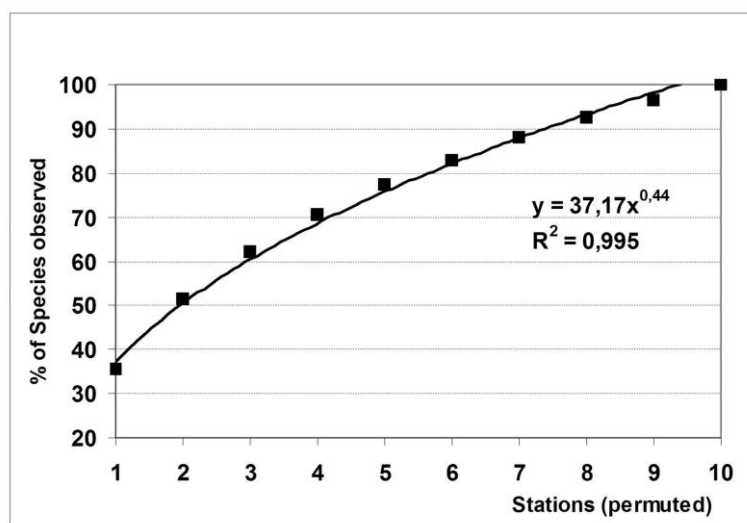


Рис. 2 Доля выявленных видов (% от 267 всего обнаруженных на полигоне) в зависимости от разного числа (от 1 до 10) рассмотренных станций (рандомизация при 1000-кратных перестановках)

Fig. 2 Percent ratio of observed species number (S_{obs}) from total species number (267), calculated by permutation/randomization method, against the cumulated number of stations (from 1 to 10)

Кумулятивная кривая изменения выявленного числа видов диатомовых (S_{obs}) монотонно возрастает в зависимости от числа проб, не достигая горизонтальной асимптоты, вплоть до конечных значений на шкале. При таксономическом анализе проб с какой-либо одной станции (усреднённые результаты видового богатства рассчитаны, исходя из 1000-кратных случайных выборок для возрастающего ряда из 10 станций) может быть выявлено около 35 % общего числа видов, реально обнаруженных на полигоне; при рассмотрении двух станций – около 50 % видов и т.д. Для обнаружения примерно 80 % зарегистрированного видового богатства следует рассмотреть не менее 6 станций (при допущении равной вероятности встречи в пробах любого из 267 найденных видов диатомовых). Понятно, что данная зависимость справедлива толь-

ко для биотопов со сходным типом грунта и диапазоном глубин. Для иных акваторий, где условия обитания, число взятых проб и общий список найденных видов могут отличаться, кривая, описывающая характер накопления новых видов, также будет иметь иной вид. К примеру, результаты оценки ожидаемого видового богатства зообентоса на шельфе Норвегии и в прибрежных водах у Гонконга показали, что 50 % общего числа видов может быть найдено при анализе соответственно 12 и 16 % общего количества взятых проб (101). Для выявления 80 % видов (из 809 найденных у Норвегии и 386 – у Гонконга) требуется рассмотрение соответственно 50 и 60 % общего числа проб [27]. В [23], при методически сходном анализе 70 макробентосных проб с одного полигона, показано, что кривая накопления видов, являясь функцией числа взятых

проб, также не достигает горизонтальной асимптоты до конца шкалы ОХ. Первые 7 проб (10 %) позволяют выявить около половины всех найденных на полигоне видов, а выявление 80 % видов требует рассмотрения не менее 25 проб (или 36 % их общего числа).

Результаты сравнительной оценки

различий видового разнообразия диатомовых на отдельных станциях полигона, проведенной по методу «случайного разрежения» на основе расчёта ожидаемого числа видов $ES(n)$ в ряду условных подмножеств, состоящих из разного числа особей (10, 20,...500), представлены на рис. 3.

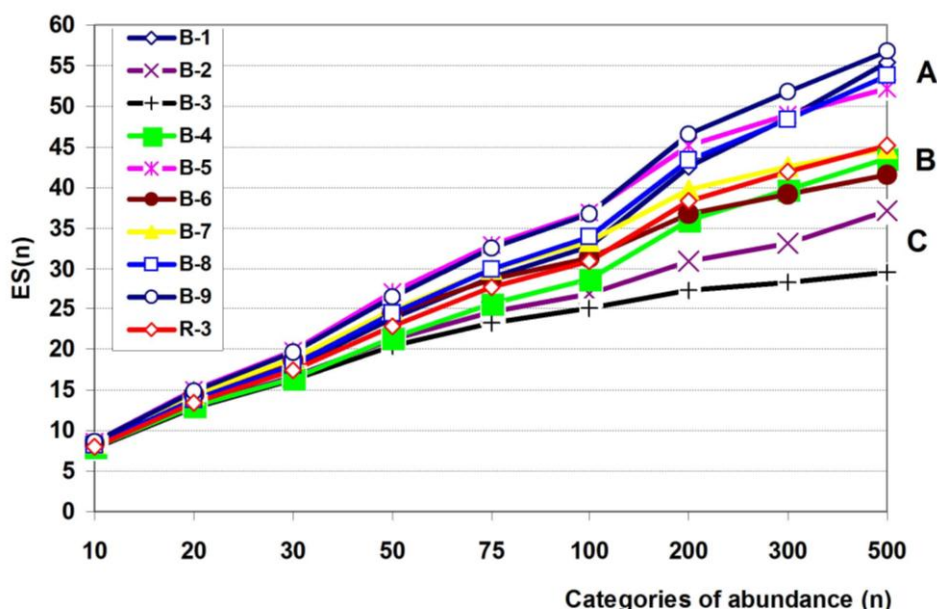


Рис. 3 Изменение ожидаемого числа видов ($ES(n)$) на отдельных станциях полигона в зависимости от размера условных подмножеств, состоящих из разного числа особей (n)
 Fig. 3 Changes in expected species number ($ES(n)$) at different sampling stations against abundance subclasses with different number of specimens (n)

Все станции можно подразделить на 3 группы: А, В и С. Для станций группы А кривые роста ожидаемого числа видов в соответствующих подмножествах из различного числа особей на графике расположены наиболее высоко. В эту группу отнесены мелководные станции В1 и В5, взятые на песчаном грунте вблизи устья р. Бельбек, а также ст. В8 и В9 (наиболее глубоководные, взятые на илистом субстрате). Для станций группы А ожидаемое число видов в подмножествах из 200, 300 и 500 особей составляет, в среднем, соответственно 44.5 ± 0.9 ; 49.3 ± 0.8 и 54.5 ± 1.0 . Можно считать, что видовая насыщенность таксоцена диатомовых на этих станциях наиболее значительна, наряду с тем, что показатель Sobs не достигает максимальных значений по сравнению с другими станциями. К группе В отнесены ст. В4, В6, В7 и R3. Ожидаемое

число видов в подмножествах из 200, 300 и 500 особей составляет соответственно 37.7 ± 0.9 ; 40.8 ± 0.8 и 43.7 ± 0.8 . В группу С (с самым низким уровнем видовой насыщенности) вошли станции В2 и В3, где ожидаемое число видов в подмножествах из 200, 300 и 500 особей составляет соответственно 29.1 ± 1.3 ; 30.7 ± 1.7 и 33.3 ± 2.6 (см. рис. 3). Различия в характере накопления видов в ряду условных подмножеств с разным числом особей могут быть связаны как с разным соотношением числа (и численности) массовых и редких видов на конкретной станции, так и с отличием условий обитания (глубина, тип субстрата, влияние речного стока и пр.). Выявленные особенности видовой структуры таксоцена диатомовых на каждой из станций, обусловленные, в первую очередь, мозаичностью биотопических условий, позволяют говорить,

скорее, о пространственно дискретном, чем о континуальном характере распределения видов на донном субстрате, даже в пределах ограниченного участка акватории.

Для иных групп бентоса также показано [8], что неоднородность условий биотопа, а также характер отбора проб (случайный, систематический или стратифицированный) могут оказывать влияние на результаты оценки видового богатства и степень видовой насыщенности сообществ, особенно при неоднородности пространственного распределения бентоса и высокой численности отдельных видов [27]. В таких случаях нивелирование результатов (и повышение точности) сравнительной оценки видового богатства в гетерогенных биотопах может быть достигнуто за счёт применения метода рандомизации (с высоким числом случайных перестановок), особенно для большого числа проб [12, 13, 17].

Результаты оценки возможных различий между станциями в характере кривых, описывающих накопление новых видов донных диатомовых, определяются ещё одним важным методическим аспектом, а именно: насколько широк разброс данных по общему числу и составу видов между отдельными повторностями с одной станции? Можно ли утверждать, что результаты учёта видов в от-

дельных повторностях из одной пробы в целом близки настолько, что позволяют статистически надёжно усреднять данные по нескольким повторностям при сравнительной оценке различий видового состава между станциями? Иными словами: оценить, наблюдается ли достаточно высокая воспроизводимость результатов по серии повторностей с одной станции, чтобы такие данные достоверно отличались от результатов учёта видовой структуры, основанных на просмотре повторностей, относящихся к другой станции.

В данной части анализа использованы результаты просчёта на водных препаратах в камере Горяева, т.е. учитывались только массовые виды, для которых возможно установить численность. Число видов и численность клеток диатомовых на каждой станции рассчитаны как среднее из 6 независимо обработанных повторностей (табл. 3). Общий список массовых видов составил 146 (54.7 % от полного списка из 267 видов). Подчеркнём ещё раз, что корректность таксономической идентификации массовых видов не может основываться на просмотре только водных препаратов. Окончательная верификация всех видов, включая массовые, должна быть выполнена на основе анализа постоянных препаратов.

Табл. 3 Усреднённые данные (среднее значение \pm SD) по общему числу массовых видов (S_{mass}), их численности (N_{mass}), индексам Шеннона (H'), Маргалефа (d') и Пилу (J') для каждой из 10 станций полигона
Table 3 Averaged data (average \pm SD) on total number of mass diatom species (S_{mass}), their abundance (N_{mass}) and several diversity indices: Shannon (H'), Margalef (d') and Pielou (J'), for each of 10 separate sampling stations

Станция	$S_{\text{mass}} \pm \text{SD}$	$N_{\text{mass}} \pm \text{SD}$	$H'(\ln) \pm \text{SD}$	$d' \pm \text{SD}$	$J' \pm \text{SD}$
B1	35.5 \pm 1.5	658500 \pm 93603	3.14 \pm 0.03	2.58 \pm 0.12	0.88 \pm 0.01
B2	7.2 \pm 1.4	35250 \pm 8705	1.90 \pm 0.19	0.59 \pm 0.12	1.00 \pm 0.01
B3	8.3 \pm 1.2	48000 \pm 7485	1.98 \pm 0.15	0.68 \pm 0.11	0.96 \pm 0.03
B4	20.0 \pm 2.1	199500 \pm 24177	2.73 \pm 0.08	1.56 \pm 0.15	0.92 \pm 0.01
B5	23.5 \pm 2.6	191250 \pm 30010	2.96 \pm 0.13	1.85 \pm 0.20	0.95 \pm 0.01
B6	19.0 \pm 1.9	141000 \pm 17057	2.81 \pm 0.12	1.52 \pm 0.15	0.96 \pm 0.01
B7	21.7 \pm 1.6	159750 \pm 13254	2.91 \pm 0.08	1.72 \pm 0.12	0.95 \pm 0.01
B8	30.0 \pm 2.2	290250 \pm 41163	3.09 \pm 0.05	2.31 \pm 0.15	0.91 \pm 0.01
B9	27.3 \pm 3.1	265500 \pm 44887	3.09 \pm 0.12	2.11 \pm 0.22	0.94 \pm 0.01
R3	18.8 \pm 1.4	139500 \pm 20375	2.73 \pm 0.06	1.51 \pm 0.10	0.94 \pm 0.02

Для ст. В1 отмечено наибольшее среднее число массовых видов (35.5 ± 1.5) и их численность ($6.59 \pm 0.94 \times 10^5$ кл.·см⁻²). В составе таксоцены найдены эвригалинные и типично пресноводные виды, поступающие в морскую акваторию с водами р. Бельбек. Высоким числом массовых видов (27 – 30) и их средней численностью, достоверно отличающейся от остальных станций, характеризуются и наиболее глубоководные ст. В8 и В9 (см. рис. 1). В свою очередь, на ст. В2 и В3 отмечены самые низкие средние значения числа массовых видов и их численности. Средние значения индекса Маргалефа (d') также максимальны для ст. В1, В8 и В9, а минимальны – для ст. В2 и В3. Станции В2 и В3 отобраны на участках дна с плотным глинистым илом, что могло послужить причиной снижения показателей количественного развития видов. По средним значениям индекса Шеннона (H') большинство станций полигона различались

между собой недостоверно (изменение показателя в пределах 2.7 – 3.1), и только ст. В2 и В3 характеризовались достоверно более низкими значениями H' (1.9 – 2.0).

При последовательном рассмотрении (с учётом рандомизации) от 1 до 6 повторностей для любой из 10 станций доля (%) выявленных видов от их общего числа на данной станции возрастает в среднем от 47.4 % (при учёте одной повторности) до 67.5 (двух), 79.6 (трёх), 89.0 (четырёх), 95.2 (пяти) и 100 % (всех 6 повторностей).

В ходе анализа данных нами была выдвинута гипотеза: взятые случайным образом две повторности из одной пробы должны характеризоваться более высоким сходством видовой структуры, чем при сравнении их с любой повторностью из другой пробы. Для проверки её справедливости рассчитаны все возможные попарные коэффициенты сходства (по Брэй-Куртису) (табл. 4).

Табл. 4 Средние значения коэффициента сходства (по Брэй-Куртису) между всеми независимыми повторностями, взятыми попарно как внутри каждой из станций полигона (Sim W), так и между ними (Sim B)
Table 4 Average Bray-Curtis similarity coefficients between every pairs of independent replicates had been taken within each of the station (Sim W) as well as between all stations (Sim B) of the Belbek sampling region

Станции	В1	В2	В3	В4	В5	В6	В7	В8	В9	В3
Sim W ± SD	64.20	21.44	32.19	53.12	48.80	53.96	53.56	63.36	53.39	51.56
	±3.20	±7.08	±6.76	±4.65	±4.52	±3.22	±4.05	±2.40	±4.98	±2.98
Sim B ± SD	25.88	18.34	18.65	34.19	27.42	31.80	34.76	36.09	34.53	26.16
	±4.88	±4.64	±4.46	±5.35	±4.72	±5.91	±5.80	±6.15	±5.94	±5.41

Примечание: Sim W – средний коэф. сходства между всеми парами повторностей, относящихся к одной станции (В_i); Sim B – средний коэф. сходства между повторностями из станции В_i, сравненными попарно со всеми повторностями, относящимися к остальным станциям

Средняя степень сходства видовой структуры диатомовых при попарном сопоставлении повторностей, относящихся к одной станции, оказалась в 1.6 – 2.5 раза выше значений степени сходства при попарном сравнении повторностей, относящихся к разным станциям. Справедливость этих результатов была также протестирована на основе алгоритма ANOSIM (PRIMER v5.2). Результаты одноуровневого теста (с равнозначным учётом всех 6 повторностей по каждой из 10 станций) показали, что статистика $R_{global} =$

0.734 для уровня значимости $P < 0.1$ %. Результаты попарных тестов дали значения соответствующих R-статистик ($R_{pairwise}$) от 0.55 до 1.0 ($P < 0.2$ %). Наиболее низкие значения $R_{pairwise}$ (0.55 – 0.62) соответствовали результатам попарных тестов, где присутствовали повторности, относящиеся к мелководным ст. В2 и В3, на которых отмечено очень обеднённое (по сравнению с остальными станциями полигона) видовое богатство донных диатомовых (см. табл. 3). Результаты попарных тестов, проведённых без учёта ст. В2 и В3, дали

значение статистики $R_{\text{global}} = 0.845$ ($P < 0.1 \%$), при этом значения попарных R-статистик (R_{pairwise}) изменялись от 0.68 до 1.0 ($P < 0.2 \%$).

Полученные результаты свидетельствуют о высокой статистической достоверности различий видового состава донных диатомовых между смежными станциями полигона, наряду с отсутствием достоверных различий между повторностями, принадлежащими к одной и той же станции. Это позволяет говорить о воспроизводимости результатов определения видового состава диатомовых на каждой станции на основе анализа нескольких случайных повторностей и правомерности усреднения полученных по ним численных данных. Подтверждена также корректность проведения статистического анализа видового состава таксоценологических комплексов диатомовых при сравнении различных по экологическим условиям биотопов, на основе учёта только массовых видов (верифицированных на постоянных препаратах).

Выводы. 1. На отдельных станциях полигона у устья р. Бельбек (юго-западный Крым) доля массовых видов донных диатомовых менялась от 26.0 до 74.4 % общего числа видов, обнаруженных на соответствующей станции. Для всего полигона доля массовых видов в среднем составила $50.2 \pm 7.2 \%$ общего числа выявленных видов (267). 2. При рассмотрении (с учётом рандомизации) любой одной станции (из 10, взятых на полигоне) может быть выявлено до 35 % общего числа видов, любых двух станций – около 50 % видов и т.д. Для обнаружения примерно 80 % зарегистрированного на данном полигоне ви-

дового богатства следует проанализировать не менее 5 – 6 станций (при допущении равной вероятности встречи в пробах любого из найденных видов). 3. Степень сходства комплекса видов диатомовых при сравнении любой пары из нескольких проб, относящихся к одной станции, достоверно выше (в среднем в 1.6 – 2.5 раза), чем средняя степень сходства для любой пары проб, взятых на разных станциях. 4. Выявлена высокая статистическая достоверность различий видового состава донных диатомовых между смежными станциями, наряду с отсутствием достоверных различий между пробами, взятыми на одной станции. Это позволяет говорить о воспроизводимости результатов определения видового состава диатомовых на каждой станции на основе анализа нескольких повторностей и правомерности усреднения полученных по ним численных данных. 5. Расчёты по 4 разным эстиматорам дали несколько завышенную оценку ожидаемого видового богатства (S_{exp}); эстиматор S_{∞} дает наиболее близкие к реальным значения показателя S_{exp} . При анализе 20 и более проб расчётные значения S_{exp} (по данным эстиматора S_{∞}) превышают реально обнаруженное на полигоне число видов не более чем на 10 – 12 %, что соответствует среднему уровню точности разных эстиматоров при оценке видового богатства иных групп бентоса.

Благодарности. Часть исследований выполнена при финансовой поддержке Environmental Protection Agency, AED, USA, в рамках украинско-американских научных проектов P-277 и P-277a (УНТЦ, Киев).

1. Гусяков Н. Е., Загордонец О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. – К.: Наук. думка, 1992. – 115 с.
2. Диатомовый анализ. – М.: Госгеолитиздат, 1950. – 3. – 398 с.
3. Диатомовые водоросли СССР. – Л.: Наука, 1974. – 1. – 403 с.
4. 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.

5. 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) // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, 3. – С. 65 – 77.

6. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1963. – 243 с.
7. Brose U., Martinez N. D., Williams R. J. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns // *Ecology*. – 2003. – 84. – P. 143–157.
8. Cabral H. N., Murta A. G. Effect of sampling design on abundance estimates of benthic invertebrates in environmental monitoring studies // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2004. – 276. – P. 19 – 24.
9. Chao A. Estimating the population-size for capture recapture data with unequal catchability // *Biometrics*. – 1987. – 43. – P. 783 – 791.
10. Clarke K. R. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure // *Austr. Journ. Ecol.* – 1993. – 18. – P. 117-143.
11. Clarke K. R., Gorley R. N. PRIMER v5: User Manual. Tutorial. – Plymouth: PRIMER-E, 2001. – 92 pp.
12. Colwell R. K., Coddington J. A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation // *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B.* – 1994. – 345. – P. 101 – 118.
13. Foggo A., Attrill M. J., Frost M. T., Rowden A. A. Estimating marine species richness: an evaluation of six extrapolative techniques // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2003. – 248. – P. 15 – 26.
14. Fourtanier E., Kociolek J. P. Catalogue of Diatom Genera // *Diatom Research*. – 1999. – 14, 1. – P. 1 – 190.
15. Fourtanier E., Kociolek J. P. Catalogue of Diatom Names. – Calif. Acad. Sci., On-line Version. Compiled by E. Fourtanier & J. P. Kociolek. – 2007. Available online at <http://www.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>.
16. Gaston K. J. Species richness: measure and measurement. / Ed. Gaston K.J. *Biodiversity: biology of numbers and difference*. – Oxford: Blackwell Science, 1996. – P. 77 – 113.
17. Gray J. S. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2000. – 250. – P. 23–49.
18. Hurlbert S. H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. – 1971. – 52. – P. 577 – 586.
19. Izsak C., Price A. R. Measuring β -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2001. – 215. – P. 69 – 77.
20. Karakassis I. S_{∞} : a new method for calculating macrobenthic species richness // *MEPS* – 1995. – 120. – P. 299 – 303.
21. Magurran A. E. *Measuring Biological Diversity*. – Oxford: Blackwell Publishing, 2004. – 256 p.
22. Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. – Cambridge: Cambridge University press, 1990. – 747 pp.
23. Rumohr H., Karakassis I., Jensen J. N. Estimating species richness, abundance and diversity with 70 macrobenthic replicates in the Western Baltic Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2001. – 214. – P.103–110.
24. Sanders H. L. Marine benthic diversity: a comparative study// *American Nature*. – 1968. – 102. – P. 243–282.
25. Soetaert K., Heip C. Sample-size dependence of diversity indices and the determination of sufficient sample size in a high-diversity deep-sea environment // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1990. – 59. – P. 305 – 307.
26. Tilman D. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition // *Oikos*. – 1997. – 80. – P. 185 – 185.
27. Ugland K. I., Gray J. S., Ellingsen K. E. The species-accumulation curve and estimation of species richness. // *J. Anim. Ecol.* – 2003. – 72. – P. 888 – 897.
28. Ugland K. I., Gray J. S. Estimation of species richness: analysis of the methods developed by Chao and Karakassis // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2004. – 284. – P. 1 – 8.
29. Walther B. A., Martin J.-L. Species richness estimation of bird communities: how to control for sampling effort? // *Ibis*. – 2001. – 143. – P. 413 – 419.
30. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. *Diatom flora of Marine coast 1. Iconographia diatomologica. VII.* A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. – 926 pp.

Поступила 17 ноября 2011 г.

Оцінка відтворюваності і вірогідності визначення видового складу діатомових бентосу на полігоні у південно-західним Криму. О. М. Петров, О. Л. Неврова. В листопаді 2009 р. на полігоні площею близько 0,8 км² у місці западання в море р. Бельбек (південно-західний Крим) виконано 10 станцій (по 6 повторностей на кожній) на піщано-мулистому субстраті в діапазоні глибин 6 – 19 м. Усього виявлено 267 видів донних діатомових; частка масових видів складала 26,0 – 74,4 % їх загального числа, виявлених на кожній станції. За результатами порівняльної оцінки очікуваного рівня видового багатства (S_{Exp}) таксоцена діатомових на полігоні

на основі 4 естиматорів (Jack-knife-1 та 2, Chao-2 і Karakassis- S_{∞}) було встановлено, що S_{∞} дає найбільш точні значення показника S_{exp} , інші естиматори дають завищену оцінку S_{exp} (на 32 – 47 %). Визначено, що при аналізі будь-якої однієї станції (з 10) може бути виявлене 35 % загального числа видів; а будь-яких двох станцій – близько 50 %. Для виявлення 80 % загального числа видів належить проаналізувати не менш 6 станцій. Виконано статистичну оцінку відтворюваності результатів визначення видового складу діатомових при зіставленні 6 повторностей, відібраних на кожній з 10 станцій, а також вірогідності розходжень між різними станціями. Середній коефіцієнт видової подібності для будь-якої пари повторностей, що відносяться до однієї станції, вірогідно вище (у 1.6 – 2.5 рази), ніж коефіцієнт подібності між будь-якою парою повторностей, узятих з різних станцій. Відсутні достовірні розходження видового складу діатомових між будь-якими окремими повторностями, що відносяться до однієї станції.

Ключові слова: діатомові бентосу, Bacillariophyta, видове різноманіття, криві накопичування видів, методологія оцінки, Чорне море

Evaluation of reproducibility and reliability of benthic diatoms species composition at coastal location of SW Crimea. A. N. Petrov, E. L. Nevrova. Benthic diatoms species richness analysis had been conducted at near shore location ($S = 0.8 \text{ km}^2$) nearby mouth of r. Belbek (SW Crimea, Black Sea). Totally 10 stations (by 6 replicates per each ones) were sampled in November 2009 on sandy-muddy substrate within depth range 6 – 19 m. At total, 267 dia-tom species were found by microscoping of permanent slides. The share of mass species consisted 26.0 – 74.4 % of total species number registered for each station. Comparative assessment of the diatom expected species richness (S_{exp}) was performed by results of 4 estimators (Jack-knife-1 & 2, Chao-2 and Karakassis- S_{∞}). Estimator S_{∞} had shown the most precise evaluation of S_{exp} values. The other estimators displayed more overestimated results of the S_{exp} (32 to 47 % higher than Sobs). One any sample is required in order to reveal about 35 % of the species, 2 samples are required to include in the data set about 50 % of the species. To reveal 80 % of species, more than 6 samples are required. The sta-tistical assessment of the results reproducibility of diatoms species composition under comparison of 6 independent rep-licates (taken from each of 10 sampling stations) was performed and the reliability of differences between different sta-tions was also evaluated. The average species similarity coefficient for any pair of samples from the same station was significantly higher (1.6 – 2.5 times) than the similarity coefficient between any pair of samples taken from different stations. The differences in diatom species richness between any replicates from the same station were non-significant.

Key words: benthic diatoms, Bacillariophyta, species diversity, species accumulation curves, estimation methodology, Black Sea