



УДК 582.261.1:574.64 (262.5)

Е. Л. Неврова, канд. биол. наук, с. н. с., **А. Н. Петров**, канд. биол. наук, с. н. с.

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

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДИАТОМОВЫХ БЕНТОСА В РАЗЛИЧНЫХ РЕГИОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ

Составлен список диатомовых бентоса из прибрежных регионов Чёрного моря, включающий 553 вида (705 видов и внутривидовых таксонов), принадлежащих к 115 родам, 59 семействам, 31 порядку и 3 классам отдела Bacillariophyta. Наибольшее сходство по коэффициенту Брэй-Куртиса на внутривидовом, видовом и родовом уровнях отмечено между регионами Крым — СЗЧМ (77, 80 и 86 %, соответственно), наименьшее — между регионами Крым — Болгария (53, 56 и 76 %, соответственно для тех же уровней). Максимальное межрегиональное сходство на уровне семейств и порядков выявлено для регионов Кавказ — Крым (94.5, 93.9 %), минимальное — для регионов Румыния — Болгария (80 и 81 %, соответственно). С помощью таксономического анализа на иерархическом древе диатомовых каждого региона выявлены филогенетически обособленные моно- и олиготаксонные ветви, выделены виды, принадлежащие к таким ветвям и определён ранг их генетической исключительности. Присутствие (или исчезновение) таких видов может приводить к значительным изменениям в общей филогенетической структуре таксоцены в соответствующем регионе. Поддержание неизменности условий обитания, в особенности для видов с высоким рангом генетической исключительности, следует рассматривать как приоритетную меру по сохранению таксономического разнообразия диатомовых в условиях современного освоения прибрежных биотопов.

Ключевые слова: диатомовые бентоса, Bacillariophyta, таксономическое разнообразие, Чёрное море

Накопление обширных, но разрозненных данных по бентосным диатомовым Чёрного моря, а также значительные изменения последних лет в систематике Bacillariophyta приводят к необходимости ревизии и создания единого списка видов, что является одним из ключевых этапов в исследованиях по оценке разнообразия. В сводке по альгофлоре Украины приведены 714 видов, 930 внутривидовых таксонов диатомовых (ввт), в основном пресноводных, и не включены многие рода и семейства морских диатомовых [12, 20]. Один из последних синопсисов по микрофитобентосу Чёрного моря [13], несмотря на проведенный огромный труд по сбору и синонимии списков видов, также не может считаться исчерпывающим по охвату всей имеющейся информации, поскольку создание полного списка диатомовых

Чёрного моря представляется возможным только при объединении и тщательной инвентаризации всего существующего массива данных.

Наиболее изучена флора бентосных диатомовых водорослей у побережья Болгарии [14], Румынии [1, 19, 16], северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ) и прилегающих водоёмов [2, 3, 4, 18], Крыма [5, 7, 11, 13, 18] и северного Кавказа [11, 15, 25; Неврова, неопубл. данные]. Для проведения сравнительного анализа региональных флор пока недостаточно информации о бентосных диатомовых южного региона Чёрного моря: в работах по микропланктону турецкого побережья указаны всего 225 видов и ввт, среди которых около 90 относятся к типично планктонным формам [17, 22].

В большинстве работ исследованы видовой состав и сезонная динамика сообществ

диатомовых на твёрдых естественных и искусственных субстратах, в меньшей степени – особенности структурной организации и состав таксоценов диатомовых рыхлых грунтов, и почти совсем не затронута проблема оценки разнообразия. В отмеченных работах данные представлены, в основном, простыми списками видов, поэтому провести сравнительную количественную оценку разнообразия диатомовых Чёрного моря с применением традиционных показателей (индексов Шеннона, Пиелу, Маргалфа и др.), основанных на использовании данных по численности или биомассе особей каждого из видов, не представляется возможным.

Целью нашей работы стало объединение существующих таксономических данных для оценки современного состояния и анализа особенностей разнообразия бентосных диатомовых в различных прибрежных регионах Чёрного моря.

Материал и методы. По собственным и доступным литературным данным из 5 прибрежных регионов (Кавказ, Крым, СЗЧМ, Болгария и Румыния) составлен список донных диатомовых Чёрного моря. Ревизия синонимии диатомовых проведена согласно системе, предложенной Ф. Раундом с соавторами [24] с учётом последних изменений [12, 20, 27].

В список включены только бентосные и бентопланктонные виды. Виды, встреченные исследователями в пробах бентоса, но относящиеся к типично планктонным (например, к родам *Chaetoceros* Ehr., *Detonula* Schutt, *Ditylum* Bailey, *Leptocylindrus* Cl., *Pseudosolenia* Sundström, *Skeletonema* Grev. и др.), не вовлечены в анализ. В список не внесено также свыше 100 видов и ввт, встреченных лишь один раз в одном из пресноводных или гиперсолёных водоёмов, расположенных в СЗЧМ [4]. Такая избирательность осуществлена с целью понижения влияния субъективного фактора при составлении исходных списков, и более адекватной оценки регионального разнообразия донных диатомовых. Таким образом,

после исключения планктонных видов и синонимизации, региональные списки, по сравнению с первоисточниками, уменьшились. Так, из исходного списка Bacillariophyta побережья Румынии, состоящего из 412 видов и ввт [19], в сравнительный анализ вошли только 364. Та же избирательность применена и к видам (возможно, стенобионтным), обнаруженным однократно в водоёмах с исключительными экологическими условиями. Например, солёность в лиманах и заливах СЗЧМ колеблется от 0.05 – 14 ‰ (в лиманах Березанском, Тилигульском, Днепро-Бугском, Аджалыкском, Хаджибейском, Днестровском, Сухом, Шаболатском, Сасык) до 25 – 40 ‰ (в лиманах Тузловской группы), и иногда превышает 300 ‰ (в Куяльницком) [18].

Исходя из вышеизложенного, после ревизии состава диатомовых бентоса СЗЧМ и его лиманов [4] из 576 видов и ввт в список были внесены только 449. Основанием для вовлечения вида в анализ являлось его обнаружение хотя бы в одном из других регионов Чёрного моря. Если же вид был встречен только в одном из лиманов, но нигде в литературных источниках более не упомянут, он не включался в список для последующего таксономического анализа.

Многомерный статистический анализ оценки разнообразия донных диатомовых выполнен с использованием программ пакета PRIMER'5 [21]. Вначале для всех пяти исследованных регионов Чёрного моря были созданы первичные матрицы присутствия /отсутствия видов и ввт. На последующем этапе анализа каждая из региональных первичных матриц агрегирована вдоль таксономического древа по последовательно возрастающим иерархическим уровням: разновидность, вид, род, семейство, порядок, класс. Общая матрица видов диатомовых бентоса Чёрного моря создана на основе всех региональных матриц.

Оценка степени сходства таксономической структуры таксоценов между пятью регио-

нами Чёрного моря выполнена для разных иерархических уровней (от ввт до порядка) на основе коэффициента Брэй-Куртиса с расчётом дальне-групповой связи (программа CLUSTER). Оценка достоверности различий по таксономическому составу флоры между возможными географически близкими группами, объединяющими несколько регионов Чёрного моря, проведена на основе алгоритма сравнения степени вариабельности средних значений ранговых сходств

(R-статистика, программа ANOSIM).

Результаты и обсуждение. В настоящее время список диатомовых бентоса Чёрного моря включает 553 вида (705 видов и внутри-видовых таксонов), принадлежащих к 115 родам, 59 семействам, 31 порядку и 3 классам отдела Bacillariophyta (табл. 1). Естественно, что по мере расширения наших знаний и появления новой информации список будет дополнен.

Табл. 1 Представленность трёх классов Bacillariophyta в Чёрном море
Table 1 Representativeness of 3 classes Bacillariophyta in the Black Sea

Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	Ввт
Coscinodiscophyceae	13	19	28	77	89
Fragilariophyceae	9	10	27	60	78
Bacillariophyceae	9	30	60	416	538
Всего	31	59	115	553	705

У побережья Кавказа обнаружено 280 видов и ввт, включая содержащие номенклатурный тип вида, Крыма – 453, в северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ) – 490 (без учёта прилегающих лиманов), у берегов Болгарии – 270 и у румынского шельфа – 362

вида и ввт. Наибольшее видовое богатство, отмеченное у СЗЧМ и Крыма, составляет соответственно 69.5 и 64.2% общего числа видов для всего Чёрного моря; для других регионов этот показатель ниже – 40 – 50 % (рис. 1).

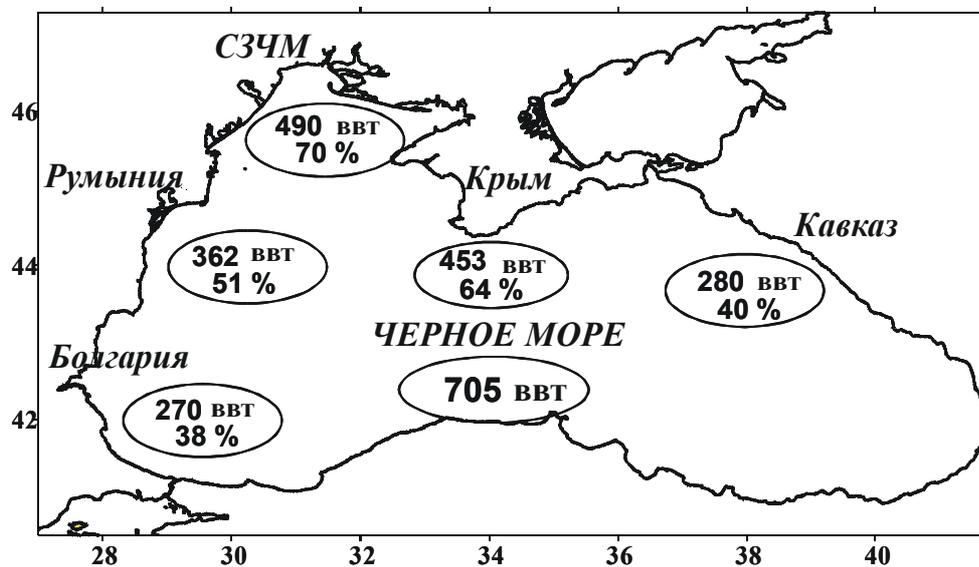


Рис. 1 Абсолютная (ввт) и относительная (%) представленность бентосных диатомовых в различных регионах Черного моря
Fig. 1 Absolute (spp.) and relative (%) representativeness of benthic diatoms in different coastal regions of the Black Sea

Класс Bacillariophyceae составляет 76.3% общего числа видов и состоит из 416 видов (538 видов и ввт), 60 родов, 30 сем., 9 пор., класс Coscinodiscophyceae (12.6%) – 77

видов (89 видов и ввт), 28 род., 19 сем., 13 пор., класс Fragilariophyceae (11.1%) – 60 видов (78 видов и ввт), 27 род., 10 сем., 9 пор.

Наибольшее разнообразие на видовом

уровне в черноморском микрофитобентосе отмечено в поливидовых семействах Bacillariaceae (6 родов; 86 видов и ввт), Catenulaceae (2; 65), Naviculaceae (3; 71), Cosconeidaceae (2; 30), Surirellaceae (4; 32), Diploneidaceae (1; 33), Cymbellaceae (4; 30) и Pleurosigmataceae (4; 28). Для вышеотмеченных семейств отношение вид / род составляет 7 – 33, то есть они обладают высокой степенью видовой насыщенности. Понятно, что виды, принадлежащие к поливидовым семействам, близки в эволюционном плане. Исчезновение одного (или даже нескольких) таких видов не приведёт к последовательному исчезновению таксономической ветви на уровне рода, семейства и т.д. и в целом мало скажется на общей структуре иерархического древа таксоцена. Такие виды характеризуются низким рангом генетической исключительности.

В свою очередь, виды характеризуются высокой степенью генетической исключительности, если они формируют монотаксонную ветвь вплоть до уровня порядка и встречаются в нескольких изученных регионах, либо отмечены только в одном из регионов, но не образуют отдельной монотаксонной ветви до уровня порядка, а сливаются в общую ветвь с филогенетически близкими таксонами уже на уровне рода или семейства. Высокий ранг подразумевает, что элиминация такого вида из флоры Чёрного моря приводит к исчезновению целой филогенетической ветви, включая род, семейство и порядок со специфическим геномом. Однако оговоримся, что самостоятельных молекулярно-генетических исследований нами не проводилось, поэтому оценка степени генетической исключительности того или иного таксона оценивалась, исходя из степени разветвлённости таксономической ветви, в которую входит данный вид, а также частоты обнаружения данного вида в пробах из разных регионов Чёрного моря. Видам, которые формируют монотаксонную ветвь до уровня порядка и встречены только в одном из рассмотренных прибрежных регионов, следует присвоить наи-

высший ранг генетической исключительности.

Минимальная видовая насыщенность на уровне родов отмечена для сем. Fragilariaceae (16 родов, 37 видов и ввт), где отношение Вид / Род составляет 2.3. В данном случае низкие значения видовой насыщенности обусловлены развитием эволюционно более древних и филогенетически обособленных таксонов, таких, как представители родов *Opephora* Petit и *Martyana* Round, появившихся в конце палеогена – начале эоцена, *Synedra* Ehr., *Tabularia* (Kütz.) Williams et Round, *Falcula* Voigh, возникших в среднем и верхнем миоцене и др. (рис. 2).

В настоящее время большинство видов из сем. Fragilariaceae принадлежат к олиговидовым родам и характеризуются, следовательно, более высоким рангом генетической исключительности. В классе Bacillariophyceae наибольшими показателями видового богатства характеризуются 10 родов, в Fragilariophyceae – один род *Licmophora* Ag. Рода *Nitzschia* Hassal, *Navicula* Bory и *Amphora* Ehr., объединяющие максимальное число обнаруженных видов и ввт (57, 63 и 64 соответственно), относятся к самым высокоорганизованным систематическим группам отдела Bacillariophyta, отличающимся большим разнообразием на видовом и внутривидовом таксономическом уровнях (рис. 3).

В результате анализа литературных и собственных данных выявлено, что видовая структура таксоцена диатомовых Чёрного моря отличается регион-специфическими особенностями, из которых отметим основные, определяющие разнообразие флоры. Так, к наиболее массовым круглогодичным формам диатомовых бентоса черноморского шельфа, определяющим структуру сообществ, относятся *Melosira moniliformis* (O. Müll.) Ag., *Striatella delicatula* (Kütz.) Grun., *Rhabdonema adriaticum* Kutz., *Grammatophora marina* (Lyng.) Kutz., *Tabularia tabulata* (Ag.) Snoeijis, *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., *L. abbreviata* Ag., *Achnanthes brevipes* Ag., *Cocconeis scutellum* Ehr., *Navicula pennata* A.S. var. *pontica* Mer.,

Navicula ramosissima Ag., *Berkeleya rutilans* (Trent.) Grun., *Diploneis smithii* (Breb.) Cl., *Caconeis liber* (W.Sm.) Cl., *Trachyneis aspera* (Ehr.) Cleve, *Pleurosigma angulatum* (Queck.) W.Sm.,

Amphora proteus Greg., *A. coffeaeformis* (Ag.) Kütz., *Bacillaria paxillifera* (O.Müll.) Hend., *Nitzschia closterium* (Ehr.) W.Sm., *Tryblionella punctata* W.Sm., *Campylodiscus thuretii* Breb.

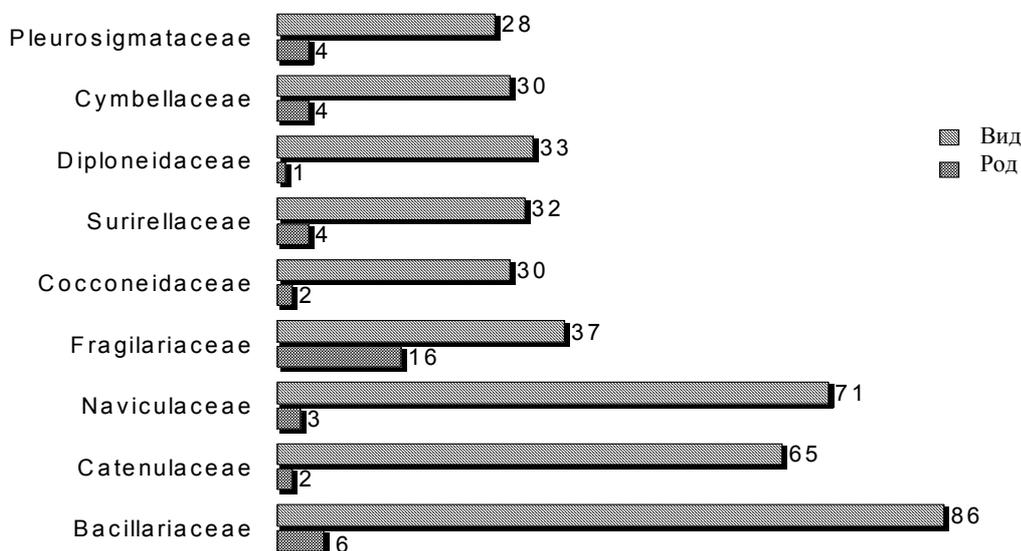


Рис. 2 Наиболее представительные семейства бентосных диатомовых Чёрного моря
Fig. 2 The most representative families of benthic diatoms in the Black Sea

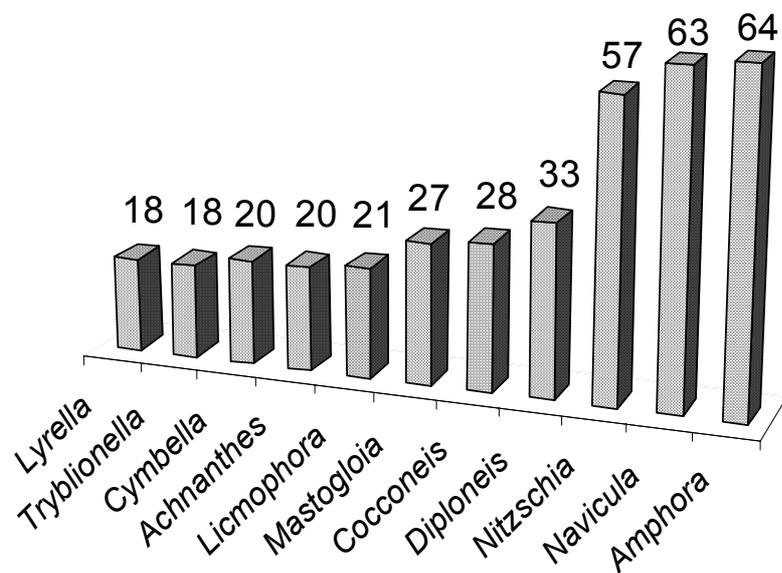


Рис. 3 Наиболее представительные рода (по видовому богатству) донных диатомовых Чёрного моря
Fig 3 The most representative genera (in terms of species richness) of benthic diatom in the Black Sea

По нашим последним данным, у берегов Крыма и Кавказа обнаружен ряд новых для Чёрного моря видов: *Hantzschia marina* (Donkin), *Nitzschia persuadens* Cholnoky, *Amphora helenensis* Giffen, *A. tenerrima* Aleem & Hustedt, *Cocconeis peltoides* Hustedt, *C. pelta* A.Schmidt, *Cocconeopsis fraudulentata* (A.Schmidt) Witkowski, Lange-Beralot & Metzeltin, *Fallacia florineae* (Moeller) Witkowski,

Chamaepinnularia clamans (Hustedt) Witkowski, Lange-Beralot & Metzeltin (рис. 4: 1 – 9). Также подтверждено существование в Чёрном море редких видов, отмеченных здесь только в конце XIX века [6], и с тех пор в течение столетия ни в одном черноморском регионе не обнаруженных. Это *Navicula (Alloioneis) scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereshkowsky, *Pinnularia trevelyana* (Donkin) Rabenhorst, *Toxonidea insignis* Donkin (рис. 5, 1 – 3), отмеченные нами ранее в районе Анапы и Новороссийска, у побережья Севастополя (бух-

ты Ласпи, Омега и Балаклавская). В тех же районах обнаружена очень редкая разновидность *Navicula (Fallacia) glabriuscula* Hustedt var. *ellipsoidales* Proshkina-Lavrenko, отмеченная лишь однажды в 50-х годах XX века [11] (рис. 5, 4). Вышеуказанные виды отмечены в составе

сообществ рыхлых грунтов в июне 1996 г. в районе б. Ласпи, в октябре 1999 г. в районе г. Анапа, в июле 2001 г. в б. Севастопольской, в июле 2004 г. в б. Омега [9] и в октябре 2006 в районе Балаклавы.

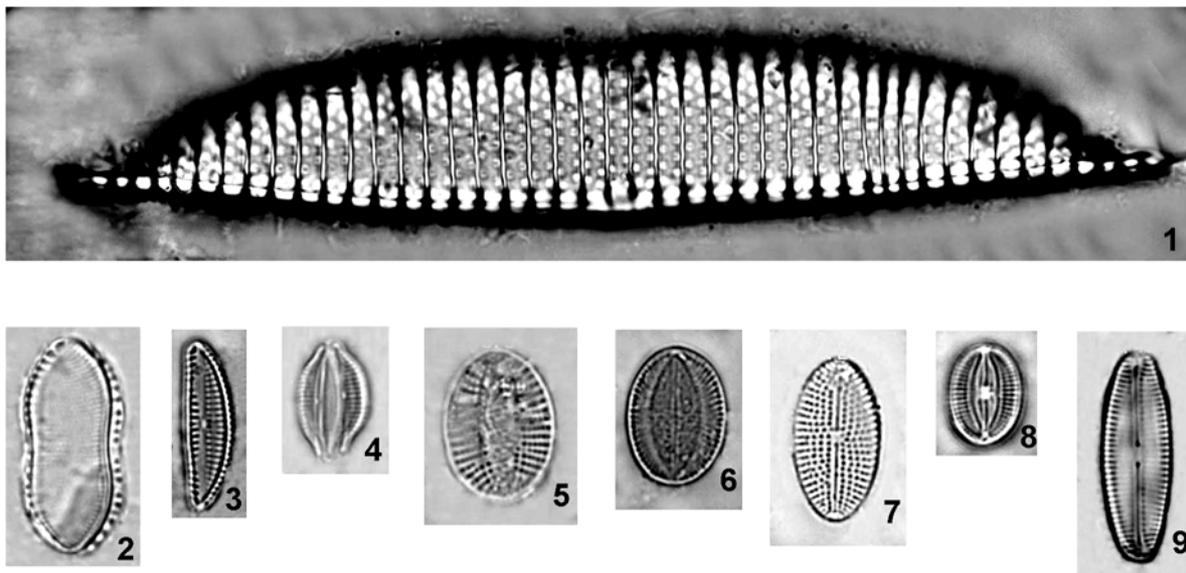


Рис. 4 Новые для Черного моря виды бентосных диатомовых (Newly-found for the Black Sea benthic diatom species): 1 - *Hantzschia marina* (Donkin), 2 - *Nitzschia persuadens* Cholnoky, 3 - *Amphora helenensis* Giffen, 4 - *Amphora tenerrima* Aleem & Hustedt, 5 - *Cocconeis peltoides* Hustedt, 6 - *Cocconeis pelta* A.Schmidt, 7 - *Cocconeopsis fraudulentata* (A.Schmidt) Witkowski, Lange-Beralot & Metzeltin, 8 - *Fallacia florineae* (Moeller) Witkowski, 9 - *Chamaepinnularia clamans* (Hustedt) Witkowski, Lange-Beralot & Metzeltin ($\times 1500$)

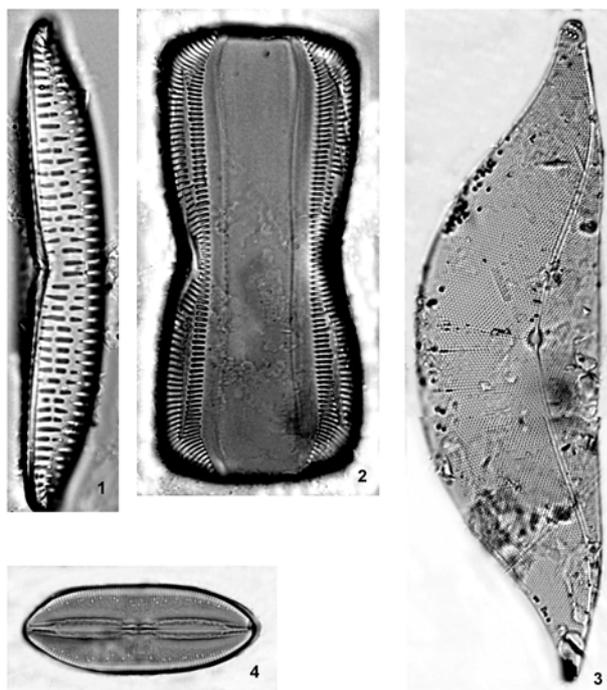


Рис. 5 Редкие для Чёрного моря виды, не обнаруживаемые с конца XIX века (Rare species for the Black Sea, had not been found in samples since the end of XIX century): 1 - *Navicula (Alloioneis) scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereshkowsky, 2 - *Pinnularia trevelyana* (Donkin) Rabenhorst, 3 - *Toxonidea insignis* Donkin, и с середины XX века: 4 - *Navicula (Fallacia) glabriuscula* Hustedt var. *ellipsoidales* Proshkina-Lavrenko ($\times 1500$)

Следует отметить, что ранее подвергнутые критике [11] результаты работ К.С. Мережковского [6] нашли своё дальнейшее развитие в трудах отечественных и зарубежных учёных. Так, в последующих исследованиях подтверждено обнаружение открытых им не только некоторых новых видов, но и таксонов более высокого ранга – родов и

семейств. Многочисленные представители родов *Placoneis* Mer., *Sellaphora* Mer., *Staurophora* Mer., *Licmospheia* Mer. и семейств Catenulaceae Mer., Mastogloiaceae Mer., Scoliotropidaceae Mer., Pleurosigmataceae Mer., Mastogloiaceae Mer., Sellaphogaceae Mer. и др., описанных К. С. Мережковским в конце XIX века, в настоящее время обнаружены в Мировом океане и внутренних водах [24, 27].

В бентосе б. Ласпи [9] нами отмечены 24 новых для крымского побережья Чёрного моря видов и ввт: *Fogedia finmarchica* (Cleve & Grunow) Witkowski, Metzeltin & Lange-Bertalot, *Glyphodesmis distans* (Gregory) Grunow, *Diploneis suborbicularis* (Gregory) Cleve, *D. vetula* (Schmidt) Cleve, *Biremis ambigua* (Cleve) Mann, *Anorthoneis hummii* Hustedt, *Achnanthes dispar* Cleve, *Amphora wisei* (Salah) Simonsen, *A. cuneata* Cleve, *Cosmioneis pusilla* (W. Smith) Mann & Stickle, *Lyrella dissipata* (Hustedt) Guslyakov & Karaeva, *L. rudiformis* (Hustedt) Guslyakov & Karaeva, *Cymbella tumida* (Brebisson), *Pinnularia cruciformis* Cleve, *P. gibba* Ehrenberg, *P. quadratarea* (A. Schmidt) Cleve, *P. tabellaria* Ehrenberg var. *stauroneiformis* Tempere & Peragallo, *Navicula subinflata* Grunow, *N. subrostellata* Hustedt, *Pleurosigma cuspidatum* Cleve, *Gyrosigma spenceri* (Queckett) Griffith & Henfrey, *Nitzschia insignis* Gregory var. *insignis*, *N. insignis* Gregory var. *sphatulifera* Grunow, *Tryblionella circumscuta* (Bailey) Ralfs.

Результаты изучения регионального разнообразия диатомовых могут отличаться в зависимости от таксономического уровня, на котором проводится анализ. В целом, степень межрегионального сходства флоры диатомовых (по коэффициенту Брэй-Куртиса) возрастает при рассмотрении таксономических уровней более высокого ранга. Это происходит из-за последовательного упрощения общей архитектуры сравниваемых региональных таксономических древ при исключении низших (более разветвлённых) иерархических уровней. Однако, наибольшее сходство таксономического состава флоры

может отмечаться для разных пар регионов, в зависимости от иерархического уровня, на котором проводится сравнение разнообразия.

Так, наибольшая степень сходства на внутривидовом, видовом и родовом уровнях отмечена между регионами Крым – СЗЧМ (коэффициент Брэй-Куртиса 77, 80 и 86 %, соответственно). Наименьших значений коэффициент сходства достигает между регионами Крым – Болгария (53, 56 и 76 % для тех же уровней). Максимальное межрегиональное сходство на уровне семейств и порядков выявлено для регионов Кавказ — Крым (94.5, 93.9 %), минимальное – для регионов Румыния – Болгария (80 и 81 %, соответственно). Значения сходства для остальных регионов 50 – 70 %. Дендрограммы группирования регионов по степени сходства флоры для разных иерархических уровней см. на рис. 6.

Видно, что регионы Крыма, Кавказа и СЗЧМ на дендрограммах всех уровней (кроме порядка) лежат наиболее тесно, что следует из их относительной географической близости (расположены в СВ части бассейна Чёрного моря) по сравнению с двумя остальными регионами, относящимися к условной ЮЗ части Чёрноморского бассейна. Для уровня рода подразделение на такие 2 условные группы регионов выявлено на уровне сходства около 77%. Результаты оценки достоверности предполагаемых отличий таксономического разнообразия (на уровне рода) между условными СВ и ЮЗ группами регионов показали достаточно высокие значения степени вариативности попарных сходств ($global R = 0.833$), но при относительно низком уровне значимости (9.8%), что связано с малым числом элементов (регионов), входящих в сравниваемые группы.

По частоте упоминания в литературных источниках все виды, встреченные в Чёрном море, разделены на 5 групп (рис. 7). Первую группу образуют 115 видов и ввт, отмеченных в каждом из пяти сравниваемых регионов. Среди них имеются как виды-доминанты, достигающие массового развития, так и виды, относящиеся к категории редких и единичных,

с низкими количественными показателями, но стабильно присутствующие в исследованных районах. Группы II, III и IV сформированы соответственно из 99, 112 и 167 видов и ввт, отмеченных в двух - четырёх регионах. Эти группы состоят из видов, обычных и нередких для диатомовых сообществ черноморской сублиторали. Наиболее многочисленна группа из 212 видов и ввт, отмеченных лишь однократно в одном из исследуемых регионов. Подавляющее большинство из них – виды-уникумы, од-

нако есть и виды, развивающиеся обильно в отдельных исследованных биотопах, но нигде более не встреченные. Окончательные выводы об эндемичности вышеуказанных видов либо приуроченности к отдельным местообитаниям могут быть сделаны только при расширении общего объёма и географии исследований донных диатомовых Чёрного моря в целом. Таким образом, свыше 54% флоры диатомовых Чёрного моря составляют редкие и единичные виды.

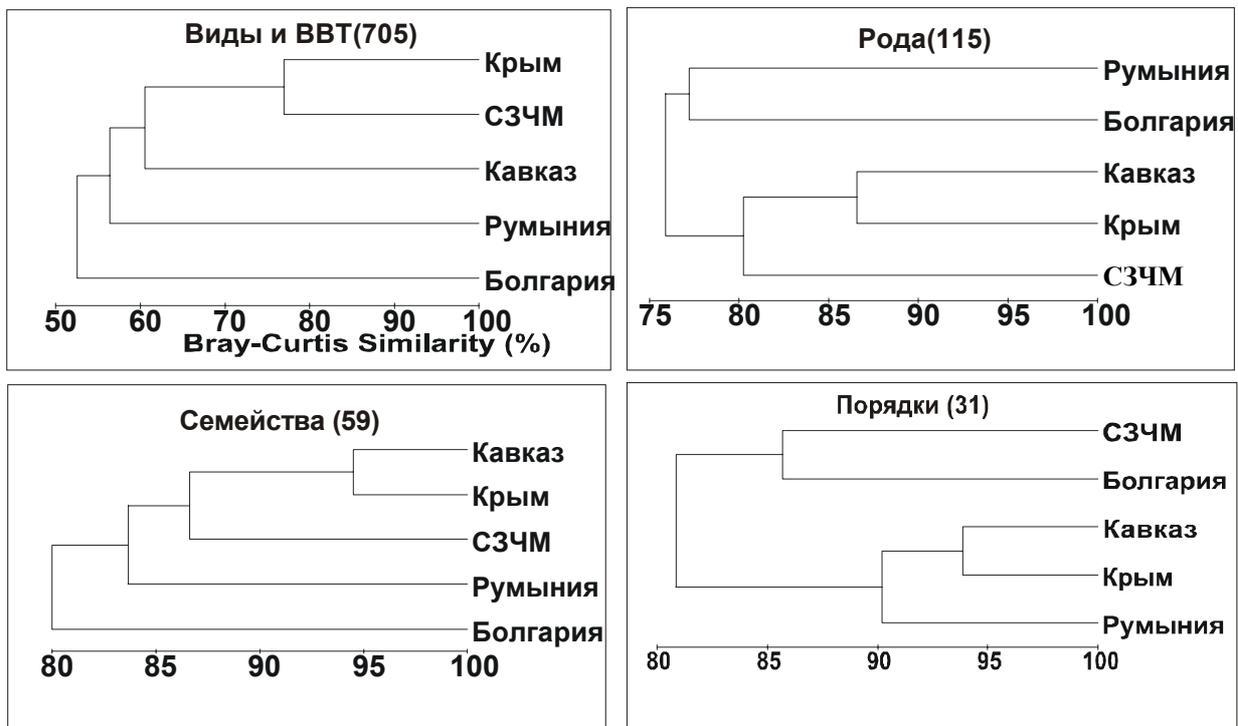


Рис. 6 Группирование изученных черноморских регионов по относительному сходству флоры диатомовых бентоса (коэффициент Брэй-Куртиса), для разных таксономических уровней (от ввт до порядка)

Fig. 6 Grouping of five Black Sea regions based on relative similarity of benthic diatoms (Bray-Curtis coefficient). The dendrograms were constructed for various taxonomic levels (from intraspecific taxa to orders).

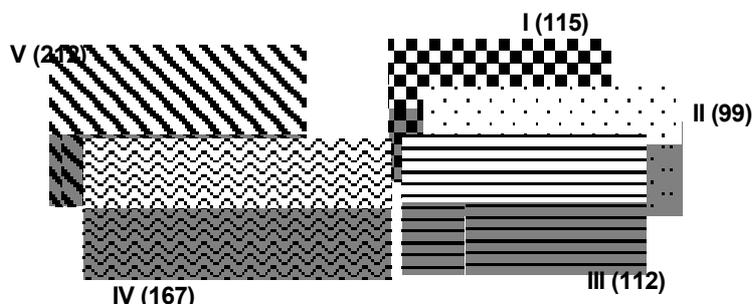


Рис. 7 Распределение видов донных диатомовых Чёрного моря по частоте упоминания в литературных источниках: I группа видов – встречены во всех 5 регионах; II – в 4 регионах; III – в 3; IV – в 2; V – только в одном из рассмотренных регионов. Число видов и внутривидовых таксонов указано в скобках. Fig. 7 Distribution of benthic diatoms species (by frequency of occurrence in literature) in the Black Sea. In the I

group were included species which found at all 5 regions; II – at 4 regions; III – at 3; IV – at 2; V – species were registered only at any single region of the Black Sea. Number of species and intraspecific taxa are indicated in brackets.

Среди единичных видов диатомовых Чёрного моря выделены группа из 19 видов, принадлежащих к моно- и олиговидовым таксонам, т.е. формирующих одну ветвь на филогенетическом древе – род, семейство, порядок. Каждый из этих видов обладает высоким ран-

гом генетической исключительности. В классе Coscinodiscophyceae отмечено 12 таких видов, в классе Fragilariophyceae – 5. В классе Bacillariophyceae видов с высоким рангом генетической исключительности не выявлено (табл. 2).

Табл. 2 Виды, принадлежащие к моно- и олиговидовым таксонам (высокий ранг генетической исключительности)
Table 2 Diatom species belonging to mono- and oligospecific taxa (high rank of genetic exclusiveness)

Вид	Род	Сем.	Пор.	Класс	Регион
<i>Aulacoseira distans</i> (Ehr.) Sim.	1	1	1	COSCINODISCOPHYCEAE	Румыния
<i>A. granulata</i> (Ehr.) Sim.					Румыния, СЗЧМ
<i>A. islandica</i> (O.Mull.) Sim.					Румыния
<i>A. italica</i> (Ehr.) Sim.					Румыния, СЗЧМ
<i>Asteromphalus flabellatus</i> (Breb.) Grev.	1	1	1		Румыния, Кавказ
<i>A. robustus</i> Castr.					Румыния, Крым
<i>Anaulus minutus</i> Grun.	1	1	1		СЗЧМ, Болгария
<i>Paralia sulcata</i> Cleve	1	1	1		Все регионы
<i>Cymatosira belgica</i> Grun.	1	1	1		СЗЧМ, Кавказ
<i>Stictodiscus nitidus</i> Greg.	1	1	1		СЗЧМ
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenh.) O'Meara	1	1	1		Румыния
<i>Biddulphia vesiculosa</i> (Ag.) Boyer	1	1	1		Румыния
<i>Ardissonia crystallina</i> (Ag.) Grun.	1	1	1	FRAGILARIO-PHYCEAE	Все регионы
<i>A. baculus</i> (Greg.) Grun.					Все регионы
<i>A. robusta</i> (Ralfs) De Notaris					Крым
<i>Climacosphenia moniligera</i> Ehr.					СЗЧМ, Болгария
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grun.) Mer.	1	1	1		Все регионы
<i>Toxarium undulatum</i> Bailey	1	1	1		Все регионы

В составе группы, включающей моно- и олиговидовые таксоны, следует особо выделить подгруппу регионспецифичных видов

(встреченных только в одном из регионов), которые характеризуются наивысшим рангом генетической исключительности (табл. 3).

Табл. 3 Регионспецифичные виды, принадлежащие к моно- и олиговидовым таксонам и имеющие наивысший ранг генетической исключительности
Table 3 Region specific diatom species belonging to mono- and oligospecific taxa and displaying the highest rank of genetic exclusiveness

Вид	Род	Сем.	Пор.	Класс	Регион
<i>Anomoeoneis spaerophora</i> (Kutz.) Pfitzer	1	1	1	Bacillariophyceae	СЗЧМ
<i>Staurophora wislouchii</i> (Por. et Anis.) Mann	1				
<i>Brachysira aponina</i> Kutz.	1	1			
<i>Proschkinia complanatoidea</i> (Hust.) Kar.	1				
<i>P. complanatula</i> (Hust.) Gusl.		1			
<i>Stictodiscus nitidus</i> Greg.	1	1	1	Coscinodiscophyceae	Румыния
<i>Biddulphia vesiculosa</i> (Agardh) Boyer	1	1	1		
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenh.) O'Meara	1	1	1		
<i>Cavinula lacustris</i> (Greg.) Mann et Stickle	1	1	1	Bacillariophyceae	

В СЗЧМ отмечено 6 таких видов, у побережья Румынии – 3. Наличие этих видов в региональной флоре (или их исчезновение) определяет значительные изменения в структуре иерархического древа диатомовых соответствующего региона. Эти изменения, описанные на основе применения показателей таксономической отличительности [26], впервые использованные нами применительно к структуре таксоценов черноморских диатомовых [23], подробно рассмотрены в [10].

Результаты анализа иерархической структуры таксоценов позволяют оценить приоритет сохранения отдельного таксона. Вид, филогенетически обособленный от остальных видов в таксоцено, должен иметь более высокий приоритет сохранения, по сравнению с видом, филогенетически близким со многими другими, поскольку обособление первого вида происходит на более высоком уровне филогенетического древа и его сохранение, следовательно, сохраняет больше эволюционной (генетической) истории данной группы. По отношению к диатомовым водорослям охраняемые мероприятия подразумевают, в первую очередь, сохранение неизменности условий обитания. Если хотя бы один вид из данной таксономической группы уже находится под охраной, то для сохранения как можно более широкого эволюционного ряда представителей из этой группы, необходимо обеспечить охраняемые условия наиболее таксономически обособленным видам.

Так, в структуре таксоценов диатомовых у берегов Румынии в относительно большей степени, по сравнению с другими регионами, представлены виды и ввт (принадлежащие к IV-V группе встречаемости), которые формируют монотаксонные ветви, т. е. последовательно агрегируются в один род, семейство, порядок. Таковыми, помимо перечисленных в табл. 3, видами с наивысшей степенью генетической исключительности, являются *Achnanthis minutissimum* (Kütz.) Czarn., *Asteromphalus robustus* Castr., *A. flabellatus* (Breb.)

Grev., *Aulacoseira distans* (Ehr.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O.Mull.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *Luticola mutica* (Ehr.) Mann, *L. nivalis* (Ehr.) Mann. Исчезновение таких видов может повлечь потерю целого таксона высокого ранга (семейства или даже порядка) и существенно нарушить всю структуру иерархического древа региональной флоры.

Заключение. 1. Составлен список донных диатомовых бентоса из прибрежных регионов Чёрного моря (Кавказ, Крым, северо-западная часть, Болгария и Румыния), включающий 553 вида (705 видов и внутривидовых таксонов), принадлежащих к 115 родам, 59 семействам, 31 порядку и 3 классам отдела Bacillariophyta. 2. Наибольшая степень сходства на внутривидовом, видовом и родовом уровнях отмечена между регионами Крым ↔ СЗЧМ (коэффициент Брэй-Куртиса достигает 77, 80 и 86 %, соответственно), наименьшая – между регионами Крым ↔ Болгария (53, 56 и 76 % для тех же уровней). Максимальное межрегиональное сходство на уровне семейств и порядков выявлено для регионов Кавказ ↔ Крым (94.5, 93.9 %), минимальное – для регионов Румыния ↔ Болгария (80 и 81 %, соответственно). 3. По частоте упоминания все виды диатомовых разделены на 5 групп: первую образуют 115 видов и ввт, отмеченных во всех пяти регионах; группы II, III и IV сформированы соответственно из 99, 112 и 167 видов и ввт, встреченных в двух - четырёх регионах. Наиболее многочисленна группа из 212 регион-специфичных видов и ввт, обнаруженных лишь в одном из 5 изученных регионов. Следовательно, свыше 54% флоры диатомовых Чёрного моря составляют редкие и единичные виды. 4. По результатам оценки таксономического разнообразия получена информация о структуре флоры диатомовых пяти различных прибрежных регионов Чёрного моря. Анализ региональной структуры позволил выявить на иерархическом древе филогенетически обособленные моно- и олиготаксонные ветви, выделить виды, принадлежащие к таким

ветвям и определить статус их генетической исключительности. Показано, что присутствие (или исчезновение) таких видов может приводить к заметным изменениям общей филогенетической структуры таксоцены в соответствующем регионе. Исходя из этого, для сохранения таксономического разнообразия диатомовых в условиях современного освоения прибрежных биотопов следует обеспечить поддержание неизменности условий обитания, и в

первую очередь - для видов с высоким рангом генетической исключительности.

Благодарность. Мы глубоко признательны проф. А. Витковскому (Ин-т морских наук при Университете г. Щецина, Польша) и проф. Х. Ланге-Берталоту (Ин-т ботаники при Университете Гёте, г. Франкфурт-на Майне, Германия) за неоценимую помощь при определении новых видов, предоставление оптического оборудования и новейшей литературы.

1. Бодяну Н. Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 109 – 122.
2. Герасимюк В. П. Микрофитобентос прибрежных вод острова Змеиный // Вісник ОНУ. – 2005. – 10, № 4. – С. 205 – 221.
3. Гусяков Н. Е., Загордонце О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоемов. - Киев: Наук. думка, 1992. – 115 с.
4. Гусяков Н. Е. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря и сопредельных водоемов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Киев, 2003. – 36 с.
5. Кучерова З. С. Диатомовые водоросли и их роль в ценозе обрастания Чёрного моря : автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1973. – 25 с.
6. Мережковский К. С. Список диатомовых водорослей Чёрного моря // Ботан. Записки. – 1902 – 1903. – 19. – С. 51 – 89.
7. Неврова Е. Л., Ревков Н. К., Петров А. Н. 5.3. Микрофитобентос. 5.3.1. Видовое богатство донных диатомовых водорослей Крымского побережья / Ред. Еремеев В. Н., Гаевская А. В. // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 270 – 277; 351 – 362.
8. Неврова Е. Л., Лях А. М. Новые и редкие для Чёрного моря виды донных диатомовых (Bacillariophyta) и определение их биомассы с помощью трёхмерного моделирования // Экология моря. - 2006. – Вып. 72. – С. 30 – 37.
9. Неврова Е. Л., Гусяков Н. Е. Редкие для Чёрного моря и новые для Крыма бентосные виды Bacillariophyta // Мор. экол. журн. – 2006. – 5, № 4. – С. 64 – 71.
10. Петров А. Н., Неврова Е. Л. Оценка разнообразия бентосных Bacillariophyta Чёрного моря с применением показателей таксономической иерархии // Альгология. – В печати.
11. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. – М. – Л.: Изд. АН СССР, 1963. – 243 с.
12. Разнообразие водорослей Украины // Альгология. – 2000. – 10, № 4. – С. 6 – 135.
13. Рябушко Л. И. Микроводоросли бентоса Чёрного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 143 с.
14. Black Sea Biological Diversity. Bulgaria. 2.1. Microphytobenthos / Compil. by Konsulov A. – New-York: United Nat. Publ., 1998. – 5. – P. 17 – 18; 70 – 78.
15. Black Sea Biological Diversity. Georgia. – New-York: United Nat. Publ., 1998. – 8. – P. 65 – 69.
16. Black Sea Biological Diversity. Romania. - New-York: United Nat. Publ., 1997. – 4. – P. 68 – 72; 194 – 210.
17. Black Sea Biological Diversity. Turkey. – New-York: United Nat. Publ., 1998. – 9. – P. 67 – 75.
18. Black Sea Biological Diversity. Ukraine. 5.1. Microphytobenthos / Compil. by Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. – New York: United Nat. Publ., 1998. – 7. – P. 41 – 43; 199 – 215.
19. Bodeanu N. Structure et dynamique de l'algoflore unicellulaire dans les eaux du littoral Roumain de la mer Noire // Cercetari Marine "Recherches Marines" (Institutul Roman de Cercetari Marine, Constanta). – 1987 – 1988. – 20/21. – P. 19 – 251.
20. Bukhtiyarova L. N. Diatoms of Ukraine. Inland waters. – Kyev, 1999. – 132 p.
21. Clarke K. R., Gorley R. N. PRIMER v5: User Manual / Tutorial. PRIMER-E: Plymouth, 2001. – 92 p.
22. Koray T., Gokpinar S., Yurga L., Turkoglu M., Polat S. Microplankton species of Turkish Seas. – <http://bornova.ege.edu.tr/~korayt/plankweb/chklists.html>.

23. *Nevrova E. L., Petrov A. N.* Inter-regional assessment of the Black Sea diatoms diversity using of taxonomic distinctness indices // 19th International Diatom Symposium (August 28 – September 3, 2006, Listvyanka, Russia. – Abstract book. – P. 112.
24. *Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G.* The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge University press, 1990. – 747 p.
25. *Sapozhnikov F. V.* Present-day state of microphyto-benthos of silt ground of Nord-Caucasian region of coastal zone Black Sea // Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. 1st Biannual Scientific conference “Black Sea Ecosystem 2005 and beyond” (Istanbul, Turkey, 8-10 May, 2006). – P. 84 – 85.
26. *Warwick R. M., Clarke K. R.* New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1995. – **129**. – P. 301 – 305.
27. *Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D.* Diatom flora of marine coasts I // *Iconographia Diatomologica*. Vol. 7. Diversity – Taxonomy – Identification / Ed. H. Lange-Bertalot. – Ruggell, Köningstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. – 925 p.

Поступила 16 марта 2007 г.
После доработки 10 августа 2007 г.

Порівняльний аналіз таксономічного різноманіття діатомових бентосу в різних регіонах Чорного моря.

О. Л. Неврова, О. М. Петров. За результатами об'єднання і ревізії літературних і власних даних із прибережних регіонів Кавказу, Криму, Північно-західної частини, Болгарії і Румунії, був складений список діатомових бентосу Чорного моря, що включає 553 видів (705 видів і внутрішньовидових таксонів), які належать до 115 родів, 59 сімейств, 31 порядків і 3 класам відділу Bacillariophyta. Найбільша подібність за коефіцієнтом Брей-Куртиса на внутрішньовидовому, видовому і родовому рівнях відзначена між регіонами Крим — СЗЧМ (77, 80 і 86 %, відповідно), найменша – між регіонами Крим — Болгарія (53, 56 і 76 %, відповідно для тих же рівнів). Максимальна міжрегіональна подібність на рівні сімейств і порядків виявлено для регіонів Кавказ — Крим (94,5, 93,9 %), мінімальне – для регіонів Румунія — Болгарія (80 і 81 %, відповідно). За допомогою таксономічного аналізу на ієрархічному дереві діатомових кожного регіону виявлені філогенетичні відособлені моно- і оліготаксонні парості. Були також виділені види, що належать до таких паростей та визначено ранг їхньої генетичної винятковості. Присутність (чи відсутність) таких видів може приводити до значних змін у загальній філогенетичній структурі таксоцено у відповідному регіоні. Забезпечення незмінності умов мешкання, особливо для видів з високим рангом генетичної винятковості, варто розглядати як пріоритетний захід для збереження таксономічного різноманіття діатомових в умовах сучасного освоєння прибережних біотопів.

Ключові слова: діатомові бентосу, Bacillariophyta, таксономічне різноманіття, Чорне море

Comparative analysis of benthic diatoms taxonomic diversity in different regions of the Black Sea. E. L. Nevrova, A. N. Petrov.

The list of benthic diatoms from five nearshore Black Sea regions: Caucasus, Crimea, North-Western part, Bulgaria and Romania, was constructed by results of unification and revision of literally and own data. This list is included 553 species (705 species and intra-specific taxa), belonging to 115 genera, 59 families, 31 orders and 3 classes of Bacillariophyta. The highest similarity on intra-specific, species and genus levels has been revealed between Crimea and NWBS (Bray-Curtis similarity coefficient reached to 77, 80 and 86 %, correspondingly) and the lowest similarity has been observed between Crimea and Bulgaria (53, 56 and 76 % for the same levels). Maximum inter-regional similarity on family and order levels was registered for Caucasus and Crimea (94.5, 93.9 %) and minimum was marked for Romania and Bulgaria (80.5, 80.9 %, respectively). By means of taxonomical analysis, the phylogenetically separated mono- and oligo-taxonomical branches on hierarchical tree of diatoms and the species attributed to such branches in each region were identified. The rank of genetic exclusiveness for such species was also determined. As it was shown, presence or disappearance of such species can lead to pronounced changes in the total phylogenetic structure of taxocene in the certain region. Maintenance of invariable environmental conditions, especially for species which displaying the high rank of genetic exclusiveness should be considered as the priority-driven measure for conservation of diatom taxonomic diversity at the modern reclamation of nearshore biotopes.

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