



УДК 582.261.1:574.64 (262.5)

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

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

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ТАКСОЦЕНА ДОННЫХ ДИАТОМОВЫХ (BACILLARIOPHYTA) В РАЙОНАХ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

С применением алгоритмов многомерной статистики проведен сравнительный анализ особенностей структуры таксоценов донных диатомовых в двух районах юго-западного Крыма – бухтах Ласпи и Севастопольская, донные отложения которых различаются по уровню содержания ряда тяжелых металлов, хлорорганических соединений и нефтяных углеводородов. По результатам кластерного и ординационного анализа для каждого из районов выделены таксоценологические комплексы и внутрикомплексные группировки диатомовых, для которых выявлены наиболее значимые индикационные виды. Межкомплексные отличия в структурной организации таксоценов выражены в большей степени, и, вероятно, вызваны разной реакцией дискриминаторных видов, вносящих определяющий вклад в эти различия, к высокому уровню токсикантов. Внутрикомплексные отличия структуры менее выражены и могут быть вызваны сходной реакцией соответствующих дискриминаторных видов, определяющих различия между группировками, на совокупное влияние ведущих экологических факторов в пределах полигонов. Определены наиболее значимые дискриминаторные виды, которые можно рассматривать и в качестве индикаторов состояния таксоценов диатомовых при сравнительной оценке биотопов с разной антропогенной нагрузкой. Индикаторами условно чистых местообитаний предложено считать *Tabularia tabulata*, *Amphora proteus* и *Nitzschia reversa*, тогда как *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Nitzschia sigma* var. *sigma*, *Fallacia forcipata*, *Ardissonea crystallina* и *Pinnularia quadratarea* можно использовать как индикаторы биотопов, подверженных техногенному загрязнению.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, Bacillariophyta., структура таксоцена, индикаторы, многомерный статистический анализ, тяжелые металлы, хлорорганические соединения, Черное море

В прибрежных акваториях, являющихся пограничной зоной между сушей и морем, в наибольшей степени концентрируются различные загрязнения, в том числе тяжелые металлы и хлорорганические соединения (ХОС), поступающие в морскую среду с прибрежных территорий. Концентрации поливалентных металлов в воде, донных отложениях и организмах в прибрежной зоне могут быть в сотни и тысячи раз выше по сравнению с открытыми районами моря [1, 3, 8, 15, 16]. В связи с проблемой антропогенного загрязнения акваторий, исследования рас-

пределения поливалентных металлов в донных отложениях и их влияния на бентос имеют большое значение, особенно при критических концентрациях металлов, когда меняется их экологическая роль (от микроэлементов к токсикантам). В то же время, по мнению экспертов международной программы по Черному морю (BSEP), распределение тяжелых металлов и других токсикантов в прибрежной зоне Черного моря и реакция на данные виды загрязнителей у разных эколого-таксономических групп бентоса изучены недостаточно [18].

Это в полной мере относится и к бентосным диатомовым водорослям (*Bacillariophyta*), являющимся первичным звеном трофической цепи и заселяющим все биотопы сублиторали до глубин 50 – 70 м. Определение индикаторной роли диатомовых при комплексной оценке воздействия тяжелых металлов и иных токсикантов на структуру таксоценов и состояние популяций требует дополнительных исследований [2, 8, 9, 17, 20]. Некоторые современные исследования, посвященные выделению таксоценологических комплексов донных диатомовых в многомерном пространстве градиентов абиотических переменных и анализу ведущего набора токсикантов, в наибольшей степени способных влиять на видовую структуру и количественные показатели водорослей, были выполнены на примере бухты Ласпи [14] и в пределах акватории у входа в Севастопольскую бухту [11]. Бухта Ласпи находится в западной части Южного берега Крыма, вблизи морского участка Государственного заказника «Мыс Айя» и удалена от основных источников антропогенного (в первую очередь, техногенного) загрязнения. Активный ветровой характер циркуляции водных масс в этом районе, а также преобладающие в летний период сгонно-нагонные процессы способствуют интенсивному водообмену и дополнительному самоочищению акватории бухты. Узкая прибрежная полоса от уреза воды до глубины 10 – 12 м представлена скально-валунным субстратом, но кутовая часть и основная площадь дна в центральной части бухты до глубины 20 – 25 м покрыты песчаными и песчано-илистыми отложениями, местами с примесью битой ракушки. Несмотря на усиление в последние годы рекреационной нагрузки, район б. Ласпи считается достаточно чистым, поскольку уровень загрязнения придонных водных масс и донных отложений нефтепродуктами, тяжелыми металлами и другими токсикантами в среднем не превосходит фоновый уровень для Черного моря [3, 4, 6, 10, 15].

У входа в Севастопольскую бухту узкая прибрежная зона каменистого мелководья на

глубине 3 – 5 м переходит в рыхлые песчано-илистые грунты с примесью битой ракушки, занимающие основную площадь полигона до глубины 30 – 32 м. Значительное антропогенное влияние на этом участке акватории обусловлено хозяйственно-бытовыми и промышленными стоками, постоянно поступающими с объектов инфраструктуры города и флота.

Цель настоящей работы, логически продолжающей процитированные выше исследования, состоит в выявлении и сравнительном анализе особенностей структурной организации таксоценологических комплексов бентосных диатомовых в указанных районах, относительно сходных по солености, типу грунта и исследованному диапазону глубин, но значительно различающихся по уровню содержания токсикантов в донных отложениях.

Материал и методы. Сравнительное исследование таксоценов донных диатомовых водорослей, обитающих при разном уровне содержания в грунтах загрязняющих веществ (тяжелые металлы, ХОС и нефтяные углеводороды), выполнено на двух участках побережья – в пределах акватории вблизи входа в Севастопольскую бухту и в бухте Ласпи (рис. 1). В первом из них бентосные съемки выполнены в августе 1994 г. [5], во втором – в июне 1996 г. [14]. Время отбора проб в обоих районах относится к летнему вегетационному периоду, когда в массе развиваются не только stenothermные теплолюбивые, но и эвритермные круглогодичные виды донных диатомовых, составляющие основу микрофитобентоса [13]. Поскольку различия в структуре таксоценов диатомовых связаны, в основном, с сезонными изменениями условий обитания, возможное влияние межгодовой изменчивости в работе не учитывалось.

Из общего списка станций (25 – в б. Ласпи и 22 – в б. Севастопольская) были исключены наиболее мелководные (0.5 – 5 м) и глубоководные (46 – 52 м), а также станции, собранные на иных субстратах (камни, створки мидий, макрофиты). Это позволило свести к минимуму возможное влияние ведущих факторов (глубины

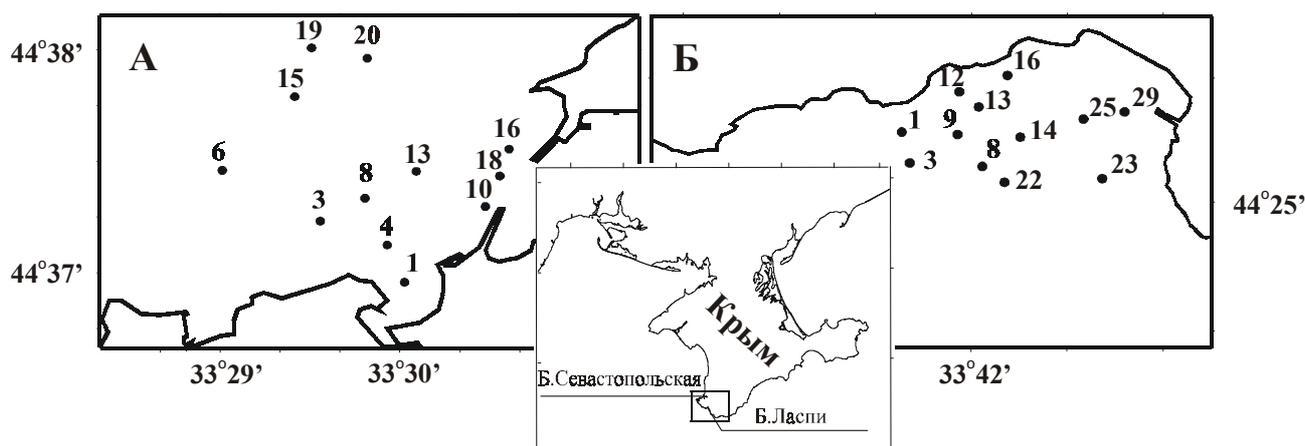


Рис. 1. Схема станций, выполненных на акватории у входа в Севастопольскую бухту (А) и в бухте Ласпи (Б)
 Fig. 1. Sampling stations scheme nearby mouth of Sevastopol bay (A) and in Laspi bay (B)

и типа субстрата) на различия в структуре таксоценологических комплексов. Отметим, что в предшествующих исследованиях большинство таких резко отличающихся по глубине и типу субстрата станций также не были отнесены ни к одному из основных флористических комплексов, выделенных по результатам кластерного анализа всех станций, собранных в ходе съемок [11, 14]. В итоге, в сравнительный анализ введены материалы по 24 станциям (по 12 на каждом полигоне), отобранным на сходных песчано-илистых грунтах в диапазоне глубин 10 – 32 м. На всех станциях выполнен количественный учет массовых видов донных диатомовых (с минимальной расчетной численностью 7.86×10^4 экз.·см⁻²) и полное таксономиче-

ское определение по постоянным препаратам (с условной численностью видов, не вошедших в количественный учет, но отмеченных в пробах, 100 экз.·см⁻²).

Для возможного объяснения изменений структуры таксоценов диатомовых при сравнении двух районов с разным уровнем техногенной нагрузки учитывали данные по содержанию в верхнем слое (2 – 3 см) грунта тяжелых металлов (Hg, Pb, Cu, Mn, Zn, Cr, Ni), хлорорганических токсикантов (ДДТ, ГХЦГ, ПХБ), нефтяных углеводородов (У/В) и хлороформ экстрагируемых битумоидов (ХЭБ). Средние значения содержания токсикантов в сравниваемых акваториях (по литературным данным) представлены в табл. 1.

Таблица 1. Средние значения и диапазон изменений (в скобках) содержания токсических веществ в донных отложениях для сравниваемых районов Юго-Западного Крыма

Table 1. Average values and variations range (in brackets) of toxic content in bottom sediment for comparing areas of the southwest Crimea

Район, годы	Тяжелые металлы, мкг · г ⁻¹ сухого осадка							ХОС, нг · г ⁻¹ осадка			Битумоиды и нефтяные У/В, мг · г ⁻¹	
	Hg	Cu	Pb	Zn	Ni	Cr	Mn	ДДТ	ГХЦГ	ПХБ	ХЭБ	У/В
Б. Ласпи, 1991-1993 г.	0.042 (0.027-0.045)	7.36 (3.40-11.32)	3.69 (3.50-5.00)	12.0 (6.0-33.0)	1.87 (1.42-3.12)	1.91 (1.51-2.62)	6.3 (1.6-7.0)	2.8 (1.8-3.0)	0.3 (0.2-0.4)	5.4 (6.0-8.0)	0.1 (0.05-0.2)	0.11 (0.09-0.16)
Б.Севастопольская, 1994 г.	0.321 (0.15-0.88)	26.17 (20.00-36.55)	25.21 (15.0-37.5)	18.17 (3.8-61.2)	26.92 (18.75-36.25)	10.73 (7.5-20.0)	178.3 (140.0-230.0)	64.2 (14-247)	81.4 (5-692)	155.0 (40-604)	1.3 (1.2-2.3)	0.38 (0.14-0.90)

Примечание: данные по тяжелым металлам и ХОС в Севастопольской бухте взяты из [7], в б. Ласпи – из [3, 6]; данные по ХЭБ и нефтяным У/В – из [4, 12]

Из таблицы видно, что для большинства тяжелых металлов и нефтяных углеводородов средний уровень загрязнения грунтов в Севастопольской бухте в 4 – 13 раз выше (например, для Mn – в 28, а для ХОС – в 22 – 270 раз), по сравнению с условно чистой б. Ласпи.

Для описания структуры и оценки состояния таксоценона диатомовых водорослей в сравниваемых районах побережья применены методы многомерного статистического анализа. Обработка исходных данных проведена на основе программ пакета PRIMER [21, 22, 24, 26]. Оценка сходства станций по видовому составу и количественному развитию диатомовых выполнена на основе иерархической кластеризации и ординации (методом многомерного шкалирования) – на основе параметра плотности поселения ($\text{экз.}\cdot\text{см}^{-2}$). В исходную биотическую матрицу были включены 156 видов и внутривидовых таксонов (из общего числа 208, отмеченных в пробах на обоих полигонах), частота встречаемости которых составила более 8 %, т.е. были удалены случайные виды, отмеченные лишь на 1 – 2 станциях. Однако, в матрице были сохранены редкие виды, встреченные на двух станциях, но в пределах только одного из полигонов, исходя из предположения о приуроченности таких видов к определенным экологическим условиям. Сходство станций оценивали по коэффициенту Брэй-Куртиса [19, 25] с расчетом дальне-групповой связи между станциями; при создании матрицы исходные данные были предварительно $\sqrt{\sqrt{}}$ -трансформированы.

Для оценки достоверности различий выделенных флористических комплексов донных диатомовых был применен алгоритм сопоставления степени вариабельности средних значений всех ранговых сходств (R-статистика, общие и попарно-групповые тесты) между комбинациями всех пар станций из разных групп по сравнению с вариабельностью ранговых сходств между любой парой станций внутри одной группы (одно- и двухуровневый анализ сходства, программа ANOSIM) [23, 24].

Оценка вклада отдельных видов во внутрикомплексное сходство (индикационные виды) и в межкомплексное различие (дискриминаторные виды) выполнена по значениям функций сходства (S) или отличия (D), рассчитанных как отношение абсолютных значений вклада i -го вида к стандартному отклонению (Std) (программа SIMPER) [24]. В анализе средних значений сходства внутри выделенных таксоценологических комплексов и различий между комплексами также использована $\sqrt{\sqrt{}}$ -трансформированная матрица численности диатомовых по станциям. Индикационными являются наиболее значимые виды, вносящие максимальный вклад (S_i) в среднее внутрикомплексное сходство станций, а дискриминаторными – виды с наибольшим вкладом в межкомплексное различие (D_i) [24].

Под таксоценологическими мы понимаем выделенные из таксоценона в ходе многомерного анализа комплексы диатомовых с характерной структурой, возможно, обусловленной различным влиянием экологических факторов в пределах сравниваемых полигонов.

Результаты и обсуждение. Определение межрайонных таксоценологических комплексов и внутрикомплексных группировок диатомовых. Результаты иерархической кластеризации станций показали, что на уровне 25 % сходства все станции разделены на 2 выраженных кластера, в каждый из которых отнесены только станции, выполненные в пределах одного из полигонов. На уровне сходства около 37 % каждый из двух кластеров (комплексов) подразделяется на 2 подкластера (группировки) (рис. 2). В б. Ласпи (кластер I) это – группировки А и В, в каждую из которых вошло по 6 станций, не образующих в пределах полигона пространственно-компактных групп. Кластер II (б. Севастопольская) также разделен на две группировки С и D (по 5 и 7 станций, соответственно). Заметим, что если подразделение множества станций в отдельные комплексы, соответствующие изученным бух-

там с характерным набором видов, можно было бы заранее ожидать, то выделение флористических группировок (А и В, С и D) внутри каждого из районов с относительно однород-

ными экологическими условиями требует дополнительного анализа различий их структуры.

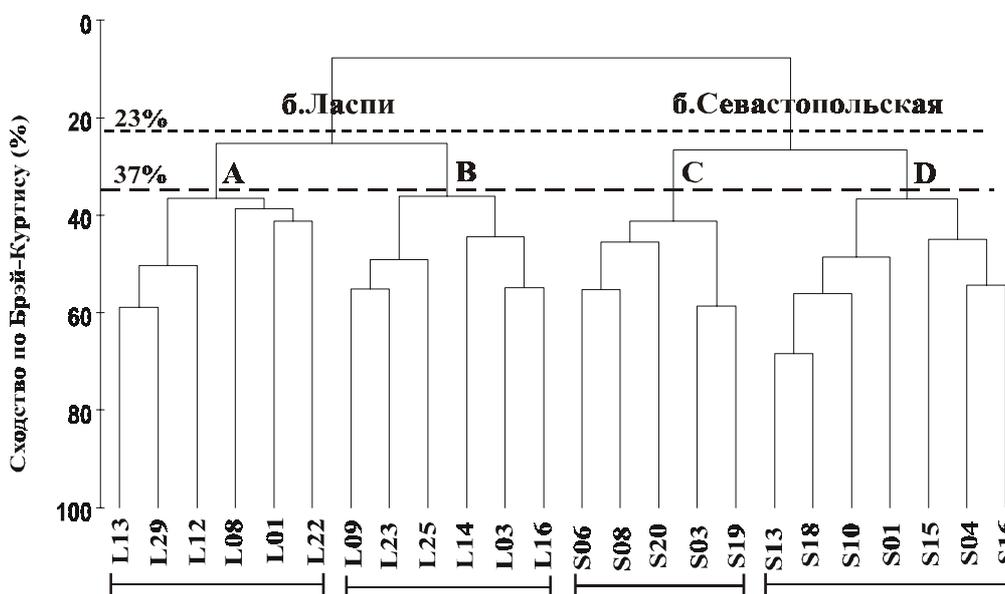


Рис. 2. Дендрограмма относительного сходства станций (по коэффициенту Брэй-Куртиса, на основе численности диатомовых), выполненных в бухтах Ласпи и Севастопольская. Пунктирными линиями показаны уровни объединения станций в таксоценоотические комплексы и внутрикомплексные группировки (А – D)

Fig. 2. Dendrogram of relative similarity of stations (from Bray-Curtis similarity of diatom algae abundance). Dotted line indicates integration level of clusters into taxocenotic complexes and intra-complex groupings (A – D)

Результаты многомерного шкалирования также выявили две неперекрывающиеся области на ординационной плоскости, в одну из которых попадают станции, выполненные только в б. Ласпи (кластер I, группировки А, В), а в другую – только в б. Севастопольской (кластер II, группировки С, D) (рис. 3).

Проведенные расчеты степени вариативности средних значений ранговых сходств всех пар станций для двух районов (ANOSIM-тест: R-статистика = 0.69 при уровне значимости 0.1%) свидетельствуют о статистически надежном разграничении таксоценоотических комплексов диатомовых, соответствующих двум полигонам с разным уровнем загрязнения. При общем и попарном анализе степени вариативности средних значений ранговых сходств при сравнении четырех группировок

получено, что глобальная R-статистика равняется 0.784 (0.1%), попарные значения (R_{ij}) составляют 0.79...0.98 (0.1%). Однако для пары А и В этот показатель значительно ниже ($R_{ij} = 0.472$ при уровне значимости 0.4%), что не позволяет достаточно надежно разделять 12 рассматриваемых станций в б. Ласпи на две группировки.

При рассмотрении полигонов в целом отличия по количественному развитию диатомовых незначительны, хотя показатели видового богатства заметно выше в б. Ласпи. В то же время выделенные внутрирайонные группировки по численности заметно различаются между собой. Средние значения количественных показателей приведены в табл. 2.

Стресс: 0.16

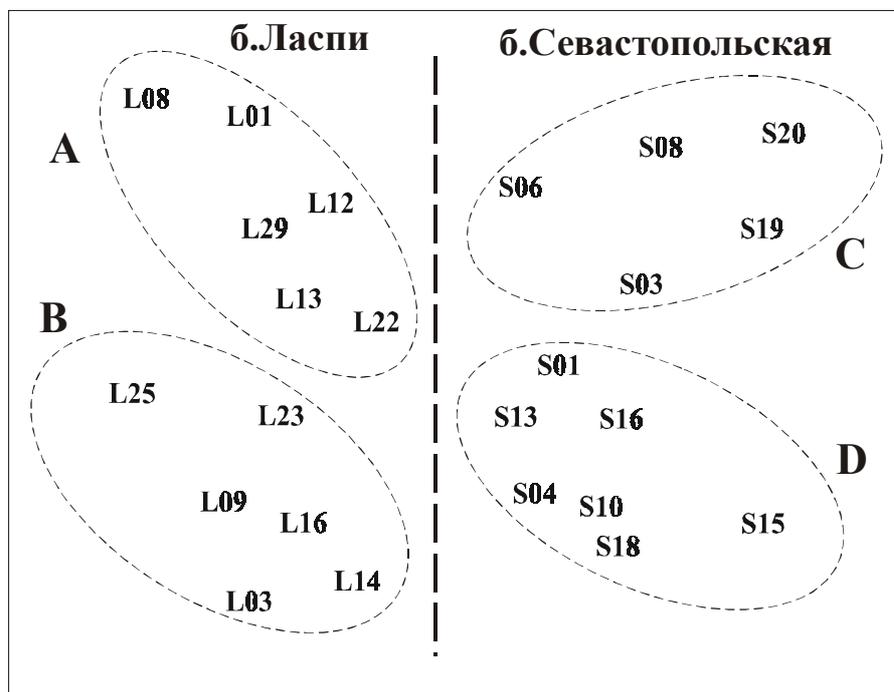


Рис. 3. Результаты ординационного (МДС) анализа: группирование в комплексы станций, выполненных в б. Ласпи и б. Севастопольской (на основе коэффициента сходства Бэй-Куртиса). Пунктиром показано разделение станций между районами, а также внутрирайонные группировки (А – D)

Fig. 3. Results of ordination (MDS) analysis: grouping of stations in Laspi bay and Sevastopol bay into complexes (based on Bray-Curtis similarity index) The dotted line shows separation of stations between areas and intra-regional groupings (A – D)

Таблица 2. Значения показателей видового богатства и численности комплексов донных диатомовых для сравниваемых полигонов и для выделенных внутрирайонных группировок (А – D)

Table 2. Average values of species richness and abundance of diatom complexes for compared areas and for intra-complex groupings (A – D)

Район, группировка	Средняя численность ($\times 10^6$ экз. см^{-2})	Общее кол-во видов	Кол-во массовых видов	Кол-во редких видов
Б. Ласпи (в целом)	3.020 \pm 0.562	176	53	123
А	1.079 \pm 0.330	145	24	121
В	4.960 \pm 2.288	140	47	93
Б. Севастопольская (в целом)	2.572 \pm 0.413	128	38	90
С	1.132 \pm 1.190	78	13	65
D	3.772 \pm 0.891	119	36	83

Сравнение особенностей структуры таксоценологических комплексов. Внутри каждого из двух выделенных комплексов средний уровень сходства станций, оцененный по коэффициенту Брэй-Куртиса, оказался примерно одинаковым: 41.59 % в комплексе б. Ласпи и 43.13 % – в комплексе б. Севастопольской (табл. 3).

Сравнение степени variability развития вида в пределах определенного комплекса станций, как указано выше, оценено по

показателю S как отношение значений вклада вида в среднее внутрикомплексное сходство (S_i) к стандартному отклонению этого параметра (т. е $S = S_i / \sigma D(S_i)$).

комплексе б. Ласпи наиболее значимыми видами, определяющими особенности структуры таксоцено, чей суммарный вклад в среднее внутрикомплексное сходство станций составляет около 48 %, являются 11 из 176 видов диатомовых.

Таблица 3. Вклад ведущих индикационных видов в среднее сходство внутри таксоценологических комплексов донных диатомовых в бухтах Ласпи и Севастопольская
 Table 3. Contribution of most important indicator species into average similarity within taxocenotic complexes of benthic diatoms in Laspi bay and Sevastopol bay

Вид	N , экз.·см ⁻²	S_i	S	S_i (%)
Б. Ласпи - среднее сходство 41.6 %				
<i>Tabularia tabulata</i> (Agardh) Snoeijs	1139775	4.01	1.55	9.64
<i>Amphora proteus</i> Gregory	150667	3.53	1.89	8.48
<i>Navicula pennata</i> A. Schmidt var. <i>pontica</i> Mereschkowsky	216392	2.42	1.09	5.83
<i>Navicula palpebralis</i> Brebisson var. <i>semiterna</i> (Greg.) Cleve	98350	2.10	0.90	5.05
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kutzin	72158	1.44	1.05	3.46
<i>Diploneis smithii</i> (Brebisson) Cleve var. <i>smithii</i>	45867	1.16	1.07	2.80
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Quekett) W. Smith	59033	1.15	0.98	2.77
<i>Fallacia forcipata</i> (Greville) Stick et Mann	32800	1.12	1.60	2.68
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg var. <i>parva</i> Grunow	45908	1.04	0.74	2.50
<i>Amphora coffeaeformis</i> (Agardh) Kutzin var. <i>coffeaeformis</i>	58975	1.01	0.93	2.44
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O. Muller) Hendey	52392	1.00	0.82	2.41
Прочие виды				51.93
Б. Севастопольская – среднее сходство 43.1 %				
<i>Navicula pennata</i> A. Schmidt var. <i>pontica</i> Mereschkowsky	349108	4.84	1.18	11.23
<i>Diploneis smithii</i> (Brebisson) Cleve var. <i>smithii</i>	209275	4.10	1.30	9.51
<i>Tryblionella punctata</i> W. Smith var. <i>punctata</i>	104625	2.58	1.15	5.98
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg var. <i>scutellum</i>	122050	2.05	1.05	4.75
<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) Cleve var. <i>liber</i>	226975	1.84	0.97	4.28
<i>Nitzschia sigma</i> (Kutzin) W. Smith var. <i>sigma</i>	104542	1.83	0.94	4.24
<i>Fallacia forcipata</i> (Greville) Stick et Mann	157133	1.70	0.73	3.95
<i>Ardissonea crystallina</i> (Agardh) Grunow	104625	1.59	0.66	3.70
Прочие виды				52.38

Примечание: N , экз.·см⁻² - средняя численность вида в комплексе; S_i - абсолютный и S_i (%) - относительный вклад i -го вида в среднее сходство Брэй-Куртиса внутри комплекса, S - функция сходства

Доминируют *Tabularia tabulata* и *Amphora proteus* (их относительный вклад в среднее внутрикомплексное сходство соответственно 9.64 и 8.48 %). Доля вкладов остальных 9 видов менее значительна и снижается от 5.83 % у *Navicula pennata* var. *pontica* до 2.41 % у *Bacillaria paxillifera*. Наибольшие значения показателя функции сходства S отмечены у двух видов-доминантов (1.55 и 1.89 соответственно) и у *Fallacia forcipata* (1.60), что характеризует их как виды с наиболее стабильными параметрами развития в экологических условиях б. Ласпи и определяет их индикационную роль в таксоценозе донных диатомовых района. При благоприятных условиях *T. tabulata* образует колонии, достигая максимальной численности, а *A. proteus*, *F. forcipata* и *B. paxillifera*, хотя и являются одиночными формами, но отличаются стабильностью коли-

чественного и пространственного распределения.

В комплексе б. Севастопольской близкий кумулятивный процент вклада (47.6 %) в среднее внутрикомплексное сходство определяет группа из 8 руководящих видов (из общего списка 128 видов). Лидируют *N. pennata* var. *pontica*, *Diploneis smithii* var. *smithii* и *Tryblionella punctata* var. *punctata*, как по наивысшим значениям относительного индивидуального вклада в среднее сходство (11.23, 9.51 и 5.98 % соответственно), так и по значениям показателя функции сходства S (1.18, 1.30 и 1.15 соответственно). Эти параметры определяют основную индикационную роль отмеченных видов в данном таксоценологическом комплексе, который формируется в условиях высокого антропогенного загрязнения биотопа. Вклад остальных пяти значимых видов постепенно снижается от 4.75 % у *Cocconeis*

scutellum var. *scutellum* до 3.70 % у *Ardissonea crystallina*. В данных условиях обитания *N. pennata* var. *pontica*, относящийся к колониальным формам, характеризуется наивысшими показателями плотности; в свою очередь, одиночные клетки *D. smithii* var. *smithii* и *T. punctata* var. *punctata* также встречаются в массе по всей изученной акватории бухты.

При сопоставлении списков индикационных видов двух комплексов (табл. 3), из 16 видов и внутривидовых таксонов общими для сравниваемых районов оказались всего 4 (в том числе 1 вид с вариегатом). Это указывает на выраженное эколого-флористическое различие выделенных комплексов, обусловленное, по-видимому, тем, что большинство индикационных форм характеризуется различной толерантностью к неблагоприятным внешним воздействиям, в данном случае – к повышенному уровню техногенного загрязнения (см. табл. 1). Например, *T. punctata* var. *punctata*,

N. sigma var. *sigma* и *A. crystallina* (ведущие индикационные формы только для Севастопольской бухты) обычно в массе встречаются в биотопах с повышенным уровнем загрязнений различного рода. В то же время значимые виды, общие для обоих районов (*N. pennata* var. *pontica*, *C. scutellum*, *D. smithii* var. *smithii* и *F. forcipata*), относятся к эвритермным и эврибионтным формам, достаточно индифферентны к интенсивности освещения и обильно развиваются в разных зонах сублиторали [13].

Вклад отдельных видов в различие между комплексами был оценен по значениям функции отличия D (где $D = D_i/StD_{(di)}$). При сравнении в целом таксоценологических комплексов бухт Ласпи и Севастопольская выявлена довольно высокая степень их различия (68.3 %), что указывает на значительные отличия в видовой структуре таксоценов и количественном развитии отдельных видов в сравниваемых районах (табл. 4).

Таблица 4. Вклад ведущих дискриминаторных видов в среднее различие между таксоценологическими комплексами донных диатомовых в бухтах Ласпи и Севастопольская
Table 4. Contribution of most important discriminating species into average dissimilarity between taxocenotic complexes of benthic diatoms in Laspi bay and Sevastopol bay

Вид	N , экз.·см ⁻²		D_i	D	$D_i(\%)$
	Б. Ласпи	Б.Севастопольская			
Комплексы б. Ласпи и Севастопольская – среднее отличие 68.3 %					
<i>Tabularia tabulata</i> (Agardh) Snoeijs	1139775	69825	2.65	1.55	3.88
<i>Amphora proteus</i> Gregory	150667	69817	1.86	1.51	2.76
<i>Navicula pennata</i> A. Schmidt var. <i>pontica</i> Mereschkowsky	216392	349108	1.82	1.35	2.69
<i>Tryblionella punctata</i> W. Smith var. <i>punctata</i>	33	104625	1.79	1.29	2.62
<i>Diploneis smithii</i> (Brebisson) Cleve var. <i>smithii</i>	45867	209275	1.80	1.24	2.63
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O. Müller) Hendey	52392	104750	1.49	1.19	2.23
<i>Nitzschia sigma</i> (Kutz.) W. Smith var. <i>sigma</i>	6592	104542	1.47	1.16	2.15
<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) Cleve var. <i>liber</i>	45908	226975	1.48	1.02	2.18
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg var. <i>scutellum</i>	72117	122050	1.43	1.06	2.10
<i>Fallacia forcipata</i> (Greville) Stick et Mann	32800	157133	1.45	0.95	2.13
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg var. <i>parva</i> Grunow	45908	34875	1.24	1.05	1.81
<i>Ardissonea crystallina</i> (Agardh) Grunow	50	104625	1.41	0.92	2.07
<i>Tryblionella punctata</i> W. Smith var. <i>coarctata</i> Grunow	50	52383	0.94	0.92	1.38
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kutzling	0	69917	0.93	0.93	1.36
<i>Cocconeis euglipta</i> Ehrenberg	86825	17458	1.16	0.86	1.70
<i>Amphora coffeaeformis</i> (Agardh) Kutzling var. <i>coffeaeformis</i>	58975	17483	1.03	0.85	1.50
<i>Nitzschia reversa</i> W. Smith	39292	17425	0.98	0.87	1.44
<i>Pinnularia quadratarea</i> (A. Schmidt) Cleve	8	104800	1.02	0.77	1.49
<i>Lyrella abrupta</i> (Donkin) Guslyakov et Karaeva	6625	69817	0.98	0.72	1.43
<i>Nitzschia lanceolata</i> W. Smith var. <i>minor</i> Van Heurck	6550	52258	0.95	0.68	1.44

Примечание: N , экз.·см⁻² – средняя численность вида в сравниваемых комплексах; D_i – абсолютный и $D_i(\%)$ – относительный вклад i -го вида в среднее различие Брэй-Куртиса между комплексами, D – функция отличия

Среди видов, вносящих наибольший вклад в межкомплексное различие, нет явных лидеров, – вклад каждого из первых десяти видов (по списку) плавно уменьшается от 3.88 до 2.10 %, составляя в сумме 25.3 % от совокупного вклада всех видов. Наибольшие значения относительного вклада в межкомплексное различие (3.88...2.62 %) и показателя *D* (1.55...1.24) – у *T. tabulata*, *A. proteus*, *N. pennata* var. *pontica*, *T. punctata* var. *punctata* и *D. smithii* var. *smithii*, что позволяет определить их как виды-дискриминаторы сравниваемых комплексов, структура которых может отличаться в разных экологических условиях. Отметим также, что *T. tabulata* и *A. proteus* характеризуются максимальными средними показателями плотности популяции в б. Ласпи, и на один-два порядка меньшими – в загрязненной б. Севастопольской. Напротив, средняя численность остальных дискриминаторных видов гораздо выше в б. Севастопольской (у *T. punctata* var. *punctata* на 4 порядка), в сравнении с б. Ласпи.

Таким образом, наиболее значимые по величине относительного вклада в среднее внутрикомплексное сходство (*S*) ведущие индикационные виды (в б. Ласпи – *T. tabulata* + *A. proteus*, в б. Севастопольская – *N. pennata* var. *pontica* + *D. smithii* + *T. punctata* var. *punctata*) выступают одновременно и видами-дискриминаторами по значению функции различия *D*. Эти виды, наряду с остальными (см. табл. 4), в основном определяют как общие особенности структурной организации каждого из таксоценологических комплексов диатомовых, так и те количественные и структурные различия между комплексами, которые могут возникать под влиянием различных загрязнений.

Исходя из наибольших значений функции отличия *D*, отражающей наиболее высокую стабильность развития вида в определенных экологических условиях, а также с учетом индивидуального вклада вида в межкомплексное различие по параметру численности, из списка дискриминаторных видов (см. табл. 4) был отобран ряд видов, которые можно рассматривать в качестве индикаторов при сравнительной оценке состояния таксоценов в ус-

ловиях высокого техногенного загрязнения биотопа. Индикаторами условно чистых биотопов (б. Ласпи) можно считать *T. tabulata*, *A. proteus* и *N. reversa*. В свою очередь, *T. punctata* var. *punctata*, *D. smithii* var. *smithii*, *N. sigma* var. *sigma*, *F. forcipata*, *A. crystallina* и *P. quadratarea* можно рассматривать индикаторами загрязненных местообитаний, устойчивыми к высокому уровню токсических веществ в донных осадках.

При рассмотрении структурно-таксономических различий на внутрикомплексном уровне между всеми возможными парами группировок (А, В, С, D) отмечено, что наибольшие значения коэффициента среднего различия получены для пар В↔С (73 %) и А↔С (69 %), в которые входят группировки из разных районов. Для обеих пар список видов-дискриминаторов, вносящих наиболее заметный вклад в отличия между этими группировками, также возглавляют *T. tabulata* и *A. proteus*, которые резко доминируют по численности в б. Ласпи (на 2 – 4 порядка выше, чем в б. Севастопольской). Такие структурные различия выявлены не только на межкомплексном уровне (см. табл. 4), но и на уровне вышеуказанных внутрикомплексных группировок (рис. 4).

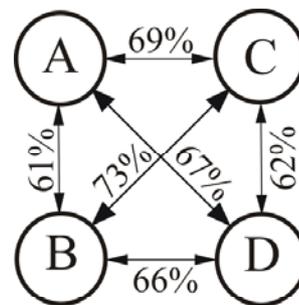


Рис. 4. Средние различия (%) между всеми парами таксоценологических внутрикомплексных группировок диатомовых в сравниваемых районах

Fig. 4. Average dissimilarity (%) between all pairs of intra-complex taxocenotic groupings of diatoms in compared areas

Следующими по значимости дискриминаторными видами для пары В↔С выступают *B. paxillifera* и *Cocconeis euglipta* (показатель *D* = 1.89 и 1.34, соответственно), для пары А↔С – *N. palpebralis* var. *semiplena*

($D = 1.50$) и *D. smithii* var. *smithii* (1.12). Суммарный относительный вклад в различие структуры сравниваемых группировок у каждой из указанной “четверки” лидирующих видов составляет около 14.5 % от совокупного вклада всех видов, входящих в данные группировки.

Наименьшие различия получены при сопоставлении пар группировок, относящихся к одному району: А↔В – б. Ласпи (61 %); С↔D – б. Севастопольская (62 %). Как отмечено выше, в б. Ласпи были обособлены две внутрикомплексные группировки, включающие по 6 станций. Однако структурные различия между выделенными группировками не были признаны статистически достоверными. Это позволяет считать, что влияние градиента экологических факторов на участке акватории б. Ласпи, охваченном 12 станциями, не приводит к выраженным структурным изменениям таксоценона. Напротив, в б. Севастопольская статистически достоверное выделение внутрикомплексных группировок, по всей вероятности, было обусловлено значительной неоднородностью экологических условий (в том числе и по уровню загрязнения) в границах данного полигона. Ранее было показано [11], что, помимо влияния наиболее важного абиотического фактора – глубины (и связанной с ней освещенности), ведущую роль в формировании градиента экологических факторов в этом районе играют накопленные в донных осадках токсиканты (свинец, марганец и ДДТ).

Выявленные индикаторные виды, вносящие наибольший вклад в формирование особенностей структуры субкомплексных группировок диатомовых, различны в каждом из районов. В б. Ласпи это *T. tabulata*, *C. euglipta*, *A. coffeaeformis* var. *coffeaeformis* и *N. reversa*, а в б. Севастопольской – *N. sigma* var. *sigma*, *C. scutellum* var. *scutellum* и *P. angulatum*. Помимо наиболее высоких значений функции различия (D), указанные виды значительно отличаются и по средним значениям плотности их популяций в пределах выделенных группировок.

Заключение. 1. По результатам сравнительного анализа выявлены и описаны отличия в структурной организации таксоценонов донных диатомовых в двух прибрежных районах юго-западного Крыма. Сравнимые районы различались по уровню накопления в донных отложениях тяжелых металлов, ХОС и нефтяных углеводородов, но характеризовались сходными значениями ведущих природных факторов (соленость, тип субстрата, глубина). Объединенное воздействие экологических факторов в каждом районе обусловило структурные изменения таксоценонов, что выявилось при выделении комплексов диатомовых методами кластерного и ординационного анализа. **2.** Для каждого из районов выделены таксоценологические комплексы и внутрикомплексные группировки, для которых охарактеризованы наиболее значимые виды, вносящие основной вклад во внутрикомплексное сходство (индикаторные виды). Установлено, что достоверные различия в видовом составе и количественном развитии отдельных видов проявляются как на межкомплексном уровне, так и на уровне группировок. Межкомплексные отличия в структуре таксоценонов выражены в большей степени, и, вероятно, вызваны разной реакцией к высокому уровню токсикантов наиболее значимых (дискриминаторных) видов, вносящих определяющий вклад в эти различия. Внутрикомплексные отличия структуры, приводящие к выделению группировок, менее выражены, и могут быть связаны со сходной реакцией дискриминаторных видов на интегральное влияние ведущих экологических факторов в пределах полигона. **3.** Для рассмотренных районов статистически выделены ведущие виды, параметры развития которых отражают особенности структуры каждого из комплексов диатомовых. Из списка дискриминаторных видов отобран ряд наиболее значимых. Так, *Tabularia tabulata*, *Amphora proteus* и *Nitzschia reversa* можно считать индикаторами условно чистых местообитаний, тогда как *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Diploneis smithii*, *Nitzschia sigma* var. *sigma*, *Fallacia forci-*

pata, *Ardissonaea crystallina* и *Pinnularia quadratarea* предложено рассматривать в качестве индикаторов состояния таксоценов диатомовых при сравнительной оценке биотопов в условиях техногенного загрязнения.

1. *Капков В. И., Тришина О. А.* Содержание поливалентных металлов в промысловых макрофитах Белого моря // Гидробиол. журн. – 1990. – 26, № 1. – С. 71 – 75.
2. *Константинов А. С.* Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – С. 412 – 415.
3. *Мединец В. И., Колосов А. А., Колосов В. А.* Токсичные металлы в морской среде // Исследование экосистемы Черного моря. – Одесса: Ирен-Полиграф, 1994. – Вып. 1. – С. 47 – 53.
4. *Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Дивавин И. А.* Санитарно-биологические исследования в Черном море – С.-П.: Гидрометеиздат, 1992. – 115 с.
5. *Неврова Е. Л.* Донные диатомовые водоросли на рыхлых грунтах в глубоководной части устья Севастопольской бухты // Альгология. – 1999. – 9, № 1. – С. 43 – 54.
6. *Орлова И. Г.* Хлорированные углеводороды в экосистеме Черного моря // Исследование экосистемы Черного моря. – Одесса: Ирен-Полиграф, 1994. – Вып. 1. – С. 36 – 46.
7. Отчет "Эколого-биологическое обоснование участков моря, предназначенных для размещения фермерских хозяйств на побережье Азовского и Черного морей. Разработка комплекса технической и технологической документации. Монтаж в море ГБТС" (Проект "Моллюски", № 1,5/0 / рук. Иванов В. Н., Морозова А. Л.) – Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 1994. – 77 с.
8. *Патин С. А.* Влияние металлов на морские организмы и сообщества: эколого-токсикологические аспекты глобального мониторинга // Человек и биосфера. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – Вып. 3. – С. 160 – 165.
9. *Патин С. А., Айвазова Л. Е., Ткаченко В. Н.* Влияние нефти, ДДТ и тяжелых металлов на некоторые виды фитопланктона солоноватых морей / Матер. симп. стран СЭВ по проблемам загрязнения солоноватых морей. – Гдыня, 1976. – С. 319 – 324.
10. *Петров А. Н., Алемов С. В., Просвиров Ю. В., Шаляпин В. К.* Система аэрации воды и улучшения водообмена на акватории ОЛ «Ласпи» / ПРСК «Гидростроитель», ОВОС. – Т. 4. Рег. № 15/91. – Севастополь, 1993. – 82 с.
11. *Петров А. Н., Неврова Е. Л.* Влияние антропогенного пресса на структуру таксоценов диатомовых водорослей (на примере Севастопольской бухты) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 288 – 302.
12. *Поликарпов Г. Г., Миронов О. Г., Егоров В. Н., Лазоренко Г. Е.* и др. Молискология Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – 304 с.
13. *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М. – Л.: Изд. АН СССР, 1963. – 243 с.
14. *Ревков Н. К., Неврова Е. Л.* Структура таксоценов диатомовых водорослей (на примере бухты Ласпи) / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 278 – 282.
15. Современное состояние загрязнения вод Черного моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1996. – 4, вып.3. – 230с.
16. *Шадрин Н. В., Андрусишина И. Н., Белашов Е. В.* Тяжелые металлы в организмах супралиторали побережья юго-западного Крыма / Ред. Е. В. Павлова, Н. В. Шадрин. Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 194 – 203.
17. Эколого-токсикологические аспекты загрязнения морской среды / Ред. С. А. Патин. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – 5. – 118 с.
18. Black Sea transboundary diagnostic analysis. – Istanbul, GEF: BSEP, 1997. – 142 p.
19. *Bray J. R., Curtis J. T.* An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecological Monographs. – 1957. – 27. – P. 325 – 349.
20. *Brayan G.* The effect of heavy metals (other than Hg) on marine and estuarine organisms. – London, 1971. – 134 p.

21. Carr M. R. Primer user manual. Plymouth Routines in Multivariate Ecological research. – Plymouth Marine Laboratory, 1997. – 38 p.
22. Chatfield C., Collins A. Introduction to multivariate analysis. – London: Chapman & Hill Publ., 1980. – 329 p.
23. Clarke K. R. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure // Aust. J. Ecol. – 1993. – 18. – P. 117 – 143.
24. Clarke K. R., Warwick R. M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. – PRIMER-E: Plymouth, 2001. – 154 p.
25. Field J. G., Clarke K. R., Warwick R. M. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1982. – 8. – P. 37 – 52.
26. Somerfield P. J., Gee J. M., Warwick R. M. Soft sediment meiofaunal community structure in relation to a long-term heavy metal gradient in the Fal estuary system // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1994. – 105. – P. 79 – 88.

Поступила 10 марта 2004 г.

Comparative analysis of taxocene structures of benthic diatoms (Bacillariophyta) in regions with different level of technogenic pollution (the Black Sea, Crimea). A. N. Petrov, E. L. Nevrova. Applying algorithms of multivariate statistics, the comparative analysis of benthic diatoms taxocene structure obtained from Laspi and Sevastopolskaya bays (the southwest Crimea) is carried out. These bays substantially differ by content of heavy metals, chlorine-organic compounds and oil hydrocarbons in silty bottom sediments. In each of the bay statistically significant taxocenotic complexes and subcomplex groupings of diatoms were revealed on results of clusterization and MDS ordination. Most important indicator species, which are principally responsible for similarity within complexes, were marked. Inter-complex differences in taxocenes structure are most pronounced and caused by different response of discriminating species, determining most contribution to dissimilarity between complexes, to a high level of toxicants. Structural differences at subcomplex level are less pronounced and can be conditioned by similar reaction of respective discriminating forms, defining differences between groupings, upon joint influence of leading environmental factors within certain bay. Most significant discriminating species are determined, which ones can also be considered as indicators of the diatom taxocene' condition at a comparative assessment of biotopes subjected to miscellaneous anthropogenic load. It is proposed to consider *Tabularia tabulata*, *Amphora proteus* and *Nitzschia reversa* as indicators of conditionally unpolluted biotopes, whereas *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Nitzschia sigma* var. *sigma*, *Fallacia forcipata*, *Ardissonaea crystallina* and *Pinnularia quadratarea* can be considered as indicators of biotopes subject to technogenic impact.

Key words: diatom algae, Bacillariophyta, taxocene structure, indicators, multivariate statistical analysis, heavy metals, chlorine-organic compounds, Black Sea

Порівняльний аналіз структури таксоцены донних діатомових (Bacillariophyta) у районах з різним рівнем техногенного забруднення (Чорне море, Крим). О. М. Петров, О. Л. Неврова. З застосуванням алгоритмів багатомірної статистики був проведено порівняльний аналіз особливостей структури таксоценів донних діатомових у двох районах південно-західного Криму – бухтах Ласпі і Севастопольська, донні відклади яких розрізняються за рівнем змісту ряду важких металів, хлороорганічних сполук і нафтових вуглеводнів. За результатами кластерного й ординаційного аналізу для кожного з районів виділені таксоценотичні комплекси і внутрікомплексні угруповання діатомових, для яких виявлені найбільш значимі індикаційні види. Міжкомплексні відмінності в структурній організації таксоценів виражені в більшому ступені, і, можливо, викликані різною реакцією дискримінаційних видів, що вносять визначальний внесок у ці розходження, до високого рівня токсикантів. Внутрікомплексні відмінності структури менш виражені і можуть бути викликані подібною реакцією відповідних дискримінаційних видів, які визначають розходження між угрупованнями, на сукупний вплив провідних екологічних факторів у межах полігонів. Визначені найбільш значимі дискримінаційні види, які можна розглядати і як індикатори стану таксоценів діатомових водоростей при порівняльній оцінці біотопів з різним рівнем антропогенного впливу. Індикаторами умовно чистих акваторій запропоновано вважати *Tabularia tabulata*, *Amphora proteus* і *Nitzschia reversa*, тоді як *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Nitzschia sigma* var. *sigma*, *Fallacia forcipata*, *Ardissonaea crystallina* і *Pinnularia quadratarea* можна використовувати як індикатори біотопів з високим рівнем техногенного забруднення.

Ключові слова: діатомові водорості, Bacillariophyta, структура таксоцены, індикатори, багатомірний статистичний аналіз, важкі метали, хлороорганічні сполуки, Чорне море