

На правах рукописи

НЕВРОВА Елена Леонидовна

**ДОННЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ
(BACILLARIOPHYTA) ЧЕРНОГО МОРЯ:
РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ
РАЗЛИЧНЫХ БИОТОПОВ**

03.02.01 – ботаника
03.02.10 – гидробиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва – 2015

Работа выполнена в отделе экологии бентоса Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, Севастополь, Республика Крым

Научный консультант : член-корреспондент Академии наук Польши, профессор, доктор наук **Витковски Анджей**,
Институт морских наук при Университете г. Щецина

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук **Дорофеев Надежда Ивановна**, ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Доктор биологических наук **Комулайнен Сергей Федорович**,
ФГБУН Институт биологии Карельского научного центра РАН

Доктор биологических наук, профессор **Охупкин Александр Геннадьевич**, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Ведущая организация: ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Защита диссертации состоится «__» _____ 2015 г. в __ ч. ____ мин. на заседании Диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1 строение 12, Биологический факультет МГУ, ауд. ____.
С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ им. М.В. Ломоносова (отдел диссертаций).

Интернет-сайт: www.bio.msu.ru
Тел/факс (495) 939-18-27

Автореферат разослан «____» _____ 2014 г.

Ученый секретарь диссертационного совета Д 501.001.46
доктор биологических наук **А.В. Щербаков**

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение донных диатомовых Черного моря продолжается более столетия, и уже накоплен обширный, но фрагментарный материал по различным районам шельфа. Локальные исследования и различия методов приводили лишь к флористическому списку и описательному заключению. Созданные фундаментальные синопсисы [Прошкина-Лавренко, 1963; Гусяков и др., 1992; Рябушко, 2006, 2013; *Algae of Ukraine*, 2009] не смогли охватить все таксоны диатомовых бентоса Черного моря, поскольку значительная часть сублиторали еще не исследована. Каждый изученный район прибавляет множество новых флористических находок и видов, требующих описания. Изменения в систематике и расширение генетических исследований также вызывают необходимость регулярной инвентаризации чек-листов. Таким образом, создание списка видов диатомовых Черного моря должно динамично обновляться по мере поступления новых данных из всех отраслей диатомологии.

Важной задачей является также оценка биоразнообразия, поскольку она охватывает флору Bacillariophyta под углом зрения ее разнообразия и сохранения, и для своего решения должна объединить знания многих биологических дисциплин, но на основе традиционных исследований по систематике и флористике.

В связи с загрязнением прибрежных акваторий Черного моря ключевой проблемой является оценка состояния сообществ бентоса для разработки и внедрения методов мониторинга и биоиндикации. Донные диатомовые – основа морского микрофитобентоса по обилию, видовому богатству и значимости в функционировании экосистемы шельфа. Бентосные диатомовые могут служить индикаторами при оценке воздействия экологических стрессоров на распределение и структуру таксоценов.

В донных отложениях прибрежных акваторий в наибольшей степени накапливаются соли тяжелых металлов, нефтяные углеводороды и хлорорганические соединения, поступающие из различных источников. Актуальность исследований распределения в грунтах загрязнений различного рода и их влияния на сообщества бентоса возрастает при достижении поллютантами критических

концентраций и изменении их роли от микроэлементов к токсикантам. В то же время, реакция разных групп бентоса Черного моря на поллютанты исследована слабо, а для Bacillariophyta не изучена совсем. В связи с этим определение индикаторной роли диатомовых при оценке воздействия загрязнений на сообщества микрофитобентоса является важной фундаментальной и прикладной задачей.

Интенсивность участия таксоценов диатомовых в трансформации вещества и энергии в экосистеме шельфа зависит от скорости их метаболизма, которая тесно связана с морфометрическими характеристиками клеток. Используемый для оценки объема и площади поверхности микроводорослей метод геометрического подобия недостаточно точен, особенно для клеток со сложной формой панциря. В связи с этим разработка уточненного метода моделирования формы клеток диатомовых является насущной проблемой для гидробиологии.

Таким образом, актуальность нашей работы обоснована необходимостью комплексного изучения и обобщения данных по диатомовым бентоса различных биотопов для осуществления анализа таксономического разнообразия и структуры таксоценов Bacillariophyta Чёрного моря как основы для разработки и внедрения методов мониторинга и биоиндикации.

Цель и задачи исследования. Сравнительный анализ разнообразия флор бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в различных регионах северного шельфа Черного моря и выявление причин их различий. Оценка особенностей структуры таксоценов донных диатомовых в разных абиотических условиях.

Для достижения указанной цели поставлены задачи:

- Провести ревизию флористического состава и анализ таксономического разнообразия бентосных диатомовых в различных регионах северного шельфа Черного моря на основе объединения литературных и собственных данных;
- Установить закономерности распределения и изменений структуры таксоценов диатомовых различных биотопов под воздействием ключевых абиотических факторов;
- Выделить наиболее значимые виды диатомовых, определяющие флористическое сходство и структурные отличия между таксоценами исследованных районов Черного моря;

- Разработать методику расчета биомассы и площади поверхности клеток на основе создания трехмерных моделей массовых видов диатомовых;

- Оценить воспроизводимость и достоверность результатов определения структуры таксоцено донных диатомовых и выполнить прогностическую оценку ожидаемого уровня видового богатства в масштабах полигона и региона.

Научная новизна. Впервые установлен состав таксоценов диатомовых бентоса в ранее неизученных районах черноморского побережья Крыма и Кавказа. Значительно дополнены новыми видами и родами списки диатомовых в ранее исследованных акваториях Черного моря. Существенно расширены знания о таксономическом составе Bacillariophyta Черного моря: к настоящему времени список насчитывает 1094 видовых и внутривидовых таксонов, принадлежащих к 953 видам, 149 родам, 61 семейству, 32 порядкам и 3 классам. Выявлено 6 родов и свыше 150 видов, новых для флоры Черного моря. Описаны в соавторстве 7 новых для науки видов, выполнены новые таксономические комбинации для 7 видов. Впервые проведена ревизия рода *Lyrella* Karayeva в Черном море. Значительно пополнена фототека изображений донных диатомовых, выполненных на СМ и СЭМ. Создан банк знаний о диатомовых бентоса Черного моря.

Впервые проанализирована встречаемость массовых, редких и единичных видов диатомовых бентоса Черного моря. Среди единичных видов выделены группы с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности, исчезновение которых из состава региональной флоры приводит к значительным изменениям архитектоники всего таксономического древа Bacillariophyta Черного моря. Впервые проведен анализ сходства региональных флор донных диатомовых между всеми изученными районами Черного моря по восходящим иерархическим уровням древа.

Впервые в диатомологии применен индекс таксономической отличительности TaxDI [Warwick, Clarke, 1998], что позволило оценить разнообразие в различных регионах северной части Черного моря и выявить причины различий в значениях индекса, обусловленные архитектурой иерархического древа диатомовых в каждом из регионов. Определены таксономические аспекты разнообразия флоры диатомовых, обусловленные характером

агрегации низших таксонов в высшие вдоль филогенетических ветвей, соответствующих каждому из трех классов Bacillariophyta.

Выявлены закономерности распределения и структуры таксоценов диатомовых в зависимости от глубины и типа субстрата.

Впервые выделена комбинация ключевых абиотических факторов, уровень содержания и совместное воздействие которых в наибольшей степени определяет распределение и структуру таксоценов диатомовых в биотопах с различной степенью техногенного загрязнения. Охарактеризованы наиболее значимые виды (индикационные и дискриминаторные), определяющие особенности структуры каждого из выделенных таксоценологических комплексов. Прослежены изменения структуры диатомовых в биотопах с различным уровнем загрязнения, по сравнению со среднеожидаемым уровнем таксономического разнообразия для диатомовой флоры всего Черного моря.

Впервые для диатомологии выполнена прогностическая оценка видового богатства диатомовых в зависимости от усилий пробоотбора и рассчитано оптимальное соотношение между минимальным числом проб и получением наибольшей информации в масштабе полигона и региона. Впервые статистически доказано сходство и воспроизводимость результатов определения видового состава диатомовых при сравнении нескольких проб, взятых с одной станции, а также достоверность различий видового состава между смежными станциями в пределах одного полигона.

Разработанные совместно оригинальные алгоритмы и программное обеспечение для создания трехмерных моделей позволили вычислить с большей точностью объемы и площади поверхности массовых видов бентосных диатомовых.

Теоретическая значимость. Оценка разнообразия донных диатомовых Черного моря с помощью индекса TaxDI является примером методологического подхода, который заключается в объединении исторических, современных и собственных данных для создания банка знаний [Неврова, 2013; Petrov, Nevrova, 2007; Arvanitidis et al., 2009]. Это позволило провести межрегиональный анализ флор и выявить причины различий в значениях индекса и отклонений от среднеожидаемого уровня для всего Черного моря, обусловленных архитектурой иерархического древа Bacillariophyta

в каждом из регионов. Выделение групп видов с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности позволило выявить их роль в изменении структуры флоры диатомовых Черного моря.

Выявленные комбинации ключевых абиотических факторов позволили установить закономерности распределения и структуры таксоценов диатомовых в зависимости от уровня их воздействия.

Результаты исследований существенно расширили знания о составе Bacillariophyta и фототеку их изображений.

Практическое значение. Показатели структуры таксоценов диатомовых в экологически гетерогенных биотопах могут использоваться при оценке состояния микрофитобентоса, для задач биоиндикации и расчете различных биотических индексов.

Рассчитанное соотношение минимально необходимого количества проб в различном масштабе позволяет оптимизировать усилия пробоотбора и избежать субъективного планирования полевых съемок. Для более точного прогноза видового богатства диатомовых при исследовании неизученных регионов рекомендовано использовать эстиматор S_{∞} [Karakassis, 1995].

Использование индекса TaxDI обеспечивает статистически надежную оценку разнообразия диатомовых бентоса и может применяться для мониторинга прибрежных экосистем и при разработке мер по сохранению морского биоразнообразия.

Разработанные в соавторстве алгоритмы и трехмерные модели могут применяться для более точных расчетов биомассы и площади поверхности клеток и популяций Bacillariophyta, а также величин первичной продукции диатомовых Черного моря.

Разработанные в соавторстве Атлас-справочник «Black Sea Benthic Diatoms On-line Guide. Part. 1. Genus *Lyrella* N.I. Karayeva 1978», глава электронного атласа «Біорізноманіття морських акваторій України: Атлас-справочник по донним диатомовим (Bacillariophyta) рыхлых грунтов Черного моря» и монография «Диатомовые обрастания твердых субстратов» могут использоваться в качестве определителей и учебных пособий ВУЗов по специальностям «гидробиология» и «ботаника».

Разработанный под руководством проф. Ш. Маяма (Университет Токио, Япония) коллективный Международный проект "Диатомовые водоросли" [Mayama et al., 2010], состоящий из

образовательного модуля, учебного фильма и программы SimRiver, устанавливает взаимосвязь между изменениями условий водной среды в результате деятельности человека и реакцией диатомовых на воздействие. Комплексная программа используется по всему миру в высших учебных заведениях для ознакомления с основами гидробиологии, диатомологии и биоиндикации.

Разрабатываемая в соавторстве под эгидой ООН (проект EMBLAS) методика исследований микрофитобентоса Черного моря послужит руководством по применению его компонентов при мониторинге и оценке среды [Guideline on Black Sea ... , in press].

Списки обнаруженных видов и новые флористические находки дополняют знания о видовом богатстве водорослей Чёрного моря, а оригинальные микрофотографии будут использованы при издании монографии «Бентосные диатомовые Черного моря».

Основные положения, выносимые на защиту. Особенности регионального разнообразия донных диатомовых, оцененные с помощью индекса TaxDI, обусловлены строением иерархического дерева Bacillariophyta в каждом из регионов Черного моря.

Архитектонику региональных древ диатомовых в значительной степени определяют виды с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности, принадлежащие к моно- и олиговидовым таксонам.

Пространственное распределение и структура таксоценов диатомовых бентоса рыхлых грунтов находятся в зависимости от определенной комбинации ключевых абиотических факторов и уровня антропогенного воздействия в биотопе.

Личный вклад. Диссертация обобщает исследования автора (1994–2014 гг.), выполненные лично или совместно. Результаты основаны на анализе проб, консультациях с коллегами, микрофотографиях на СМ и СЭМ, морфометрии панцирей диатомовых, изучении типовых препаратов, анализе литературы и баз данных. Все литературные и собственные данные о видовом богатстве диатомовых Черного моря объединены автором в банк знаний. Публикации подготовлены и оформлены лично либо в соавторстве. Вклад в совместные работы состоял в постановке задач, сборе и обработке проб, анализе результатов, написании и иллюстрировании текста, формулировке выводов и представлении на конференциях. При использовании в диссертации совместных

материалов права соавторов не нарушены.

Апробация результатов. Основные положения работы представлены на отечественных и международных съездах, симпозиумах, конференциях по общим проблемам гидробиологии, альгологии и диатомологии: I, II, III, V Симпозиумы Украинского Гидроэкологического общества (Киев, 1993; 1997; Тернополь, 2001; Курортное, Крым, 2005; Тернополь, 2010); XI съезд Украинского Ботанического Общества (Харьков, 2001); Международный рабочий семинар «Biodiversity Support Program» (Гурзуф, 1997); III Международная конференция «Актуальные проблемы современной альгологии» (Харьков, 2005); Международная научная конференция, посвященная 135-летию ИнБЮМ «Проблемы биологической океанографии XXI века» (Севастополь, 2006); II, XI, XII, XIII Международные Диатомовые конференции-школы альгологов стран СНГ (Севастополь, Украина, 1989; Минск, Белоруссия, 2009; Звенигород, Россия, 2011; Борок, Россия, 2013); XXXI European Marine Biology Symposium (Saint-Petersburg, Russia, 1996); II International Conference “Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea” (Ankara, Turkey, 2002); I International Workshop on Black Sea Benthos (Istanbul, Turkey, 2004); International Conference of Marine Biodiversity Data Management (Hamburg, Germany, 2004); I, VI IGCP 521-INQUA 501 Plenary Meetings “Black Sea-Mediterranean Corridor during the last 30 KY» (Istanbul, Turkey, 2005; Rhodes, Greece, 2010); XIX, XX, XXII International Diatom Symposia (Listvyanka, Russia, 2006; Dubrovnik, Croatia, 2008; Ghent, Belgium, 2012); XIX Annual Meeting of SETAC Europe “Protecting ecosystem health: facing the challenge of a globally changing environment” (Göteborg, Sweden, 2009); International Conference “Diatom Taxonomy in the 21st century in honour of Henri Van Heurck” (Meise, Belgium, 2009); XXVIII, XXIX International Phycological Conferences of the Polish Phycological Society (Szczecin–Cieszyńskie Drawsko, 2009; Kraków–Niedzica, Poland, 2010); V Central European Diatom Meeting (Szczecin, Poland, 2011), International workshop of EMBLAS-UNDP “Preparation of the Black Sea regional guidelines on biological monitoring» (15–16 July 2014, Istanbul, Turkey).

Публикации. Основные положения диссертации с 1996 г. опубликованы в 60 работах, в том числе в 5 коллективных монографиях, 2 сборниках, 29 статьях в рецензируемых изданиях из перечня ВАК (из них 16 – в отечественных, 13 – в зарубежных

научных изданиях), остальные – в 1 электронном атласе, 1 образовательной программе, 17 тезисах и материалах конференций и защищены 1 авторским свидетельством. Среди изданий, в которых опубликованы результаты диссертации – Marine Ecology Progress Series (импакт-фактор=2.546), Phytotaxa (1,295), Plant Ecology and Evolution (1.192), Nova Hedwigia (0,809), Polish Botanical Journal (0,219), International Journal on Algae (0,195), International Journal of Biodiversity, IOC Workshop Report.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 разделов, иллюстрированных 56 таблицами и 119 рисунками, выводов, перечня условных сокращений, списка литературы и Приложения со списком видов диатомовых Черного моря. В число рисунков входят 52 таблицы оригинальных черно-белых микрофотографий. Список литературы включает 423 источника, в том числе 239 на иностранных языках. Общий объем 442 страницы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** аргументирована актуальность проблемы, сформулированы цель и основные задачи исследования, научная новизна и практическое значение полученных результатов.

В разделе 1 **История изучения диатомовых бентоса Черного моря** проведен обзор исследований Bacillariophyta в северной части Черного моря. Отмечено отсутствие разработок по оценке видовой структуры таксоцена в различных биотопах, выявлению зависимости между количеством проб и числом обнаруженных в них видов, оценке достоверности и воспроизводимости определения видового богатства в пределах одной станции, а также по прогнозу видового богатства диатомовых при обработке ограниченного числа проб на полигоне. До сих пор не изучены многие участки сублиторали Черного моря, в том числе западное и восточное побережье Крыма. Объединение всех таксонов черноморских диатомовых проведено недостаточно системно, список не охватывает всех данных, вследствие этого анализ регионального разнообразия диатомовых отсутствует. Не исследовано распределение и изменение структуры таксоценов диатомовых под воздействием природных и антропогенных факторов (включая поллютанты). Показана недостаточная точность методов определения объема и площади поверхности клеток диатомовых,

особенно у видов со сложной формой панциря.

В разделе 2 **Материал, методы и методология исследования** охарактеризован объем материала, расположение полигонов и станций отбора проб. Донные диатомовые изучены на одном полигоне в северо-западной части Черного моря (акватория Филлофорного поля Зернова), 16 полигонах у побережья Крыма (акватории Каркинитского залива, у пос. Марьино, у устья р. Бельбек и р. Черная, б. Севастопольская (в том числе на экспериментальной установке), б. Омега, б. Голубая, м. Фиолент, б. Балаклавская, б. Ласпи, м. Сарыч, побережье Нового Света, побережье Карадага, б. Лисья, б. Двужорная, и на двух полигонах у северного Кавказа (побережье Анапы и Новороссийска).

Объем материала составил 554 пробы; на СМ выполнено 6056 микрофотографий; на СЭМ – 1365. В разделе приведены физико-географическая характеристика районов работ, результаты измерений абиотических параметров, в том числе химического анализа донных отложений. Изложена методика сбора и обработки проб, количественного учета живых клеток диатомовых, изготовления постоянных препаратов. Систематическое разнообразие Bacillariophyta и ревизия синонимии приведены по [Round et al., 1990], с дополнениями [Fourtanier, Kociolek 1999, 2007, 2011; Witkowski et al., 2000; Levkov 2009; Reid, 2012]. Номенклатурные названия таксонов цитированы в соответствии с правилами [Царенко, 2010; International Plant Names Index, 2012].

Для каждого полигона созданы списки видов диатомовых, вошедшие в разработанный автором банк знаний (программа ACCESS) и использованные как основа для всех расчетов.

Морфометрия клеток для идентификации видов и создания трехмерных моделей выполнены с помощью программы ImageJ (v1.4.3.67). Циклограмма иерархического древа Bacillariophyta построена с помощью программы Dendroscope 3.2.7.

Оценка состояния таксоценов диатомовых проанализирована методами многомерного статистического анализа. Данные обработаны А.Н. Петровым совместно с автором работы с использованием пакетов PRIMER v5 [Carr, 1997; Chatfield, Collins, 1980; Clarke, Gorley, 2001; Somerfield et al., 1994] и STATISTICA v5 [Statistica for Windows, 1999]. Прогноз видового богатства проведен

на основе алгоритмов Chao-1, Chao -2 и Jack-knife [Chao, 1987; Colwell, Coddington, 1994; Walther, Martin, 2001; Foggo et al., 2003], а также метода S_{∞} [Karakassis, 1995; Ugland, Gray, 2004]. Для оценки разнообразия Bacillariophyta рассчитаны индексы средней таксономической отличительности (AvTD) и её вариабельности (VarTD) [Warwick, Clarke 1998; Warwick, Clarke 2001].

Для определения объема и площади поверхности клеток А.М. Ляхом совместно с автором разработаны методика построения трехмерных геометрических моделей массовых видов диатомовых и компьютерные программы 3D-Diatoms и GShaper [Лях, 2010; Лях и др., 2006; 2009; Лях, Неврова, 2010; Неврова, Лях, 2006].

В разделе 3 **Таксоцены донных диатомовых различных биотопов на шельфе северной части Черного моря**, состоящем из 16 подразделов, представлены результаты исследований Bacillariophyta в акваториях Черного моря с различными экологическими условиями. Приведены списки обнаруженных на полигонах диатомовых, с указанием новых для науки, новых для флоры Черного моря, редких и неопределенных видов, проиллюстрированных микрофотографиями СМ и СЭМ. Ряд таксонов идентифицировать до вида не удалось, необходимо накопление материала и детальное его изучение.

В разделе дана оценка видового богатства диатомовых в различных районах северной части Черного моря, выявлен состав Bacillariophyta в неизученных ранее районах побережья Крыма и Кавказа, дополнены новыми видами и родами списки диатомовых в ранее исследованных акваториях.

Площадь гидротехнических бетонных сооружений в б. Севастопольская близка к суммарной площади её естественных твердых и рыхлых субстратов [Миронов и др., 2003]. Прибрежное строительство приводит к заселению поверхности бетона диатомовыми, что повышает продукционный потенциал и способность к самоочищению экосистемы сублиторали [Миничева и др., 1998; Branden, Reimers, 1994]. Недостаточная изученность формирования таксоценов диатомовых на основном типе антропогенного субстрата вызвала необходимость проведения натурных исследований. В связи с этим в бассейне океанариума “Акварин” (б. Севастопольская) изучена годовая сукцессия микроперифитона на бетонных плитах [Ковальчук и др., 2008;

Мильчакова и др., 2002; Mil'chakova et al., 2002]. Методика постановки эксперимента изложена в разделе 2 (подраздел 2.4).

В составе диатомовых обрастаний бетонного субстрата обнаружено 38 массовых видов и ввт. Максимальные показатели численности, биомассы и видового обилия отмечены в апреле (соответственно $1201,0 \times 10^8$ экз. \cdot м⁻², 265,0 г \cdot м⁻², 20 видов и ввт), минимальные – в октябре ($20,0 \times 10^8$ экз. \cdot м⁻², 7,75 г \cdot м⁻², 7 видов и ввт). Годовая сукцессия таксоцена диатомовых характеризуется на I стадии невысоким разнообразием и доминированием *Cylindrotheca closterium* и *Navicula parapontica*. Во II полугодии возрастает общее видовое богатство и показатели развития сопутствующих видов (*Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, *Melosira moniliformis*, *Nitzschia hybrida*, *Parlibellus delognei*, *Tabularia tabulata*, *N. ramosissima*); уменьшается обилие доминантов. Наибольший вклад в развитие таксоцена диатомовых на бетонном субстрате вносят массовые виды Bacillariophyta с круглогодичным циклом вегетации.

Основная часть донных отложений Севастопольской, Карантинной и Балаклавской бухт сложена рыхлыми алевро-пелитовыми грунтами, загрязненными в значительной степени [Миронов и др., 2003]. Донные отложения бухты Ласпи, побережья у устья р. Бельбек и р. Черная состоят из песчано-илистых фракций и относятся к условно чистым [Мединец и др., 1994; Burgess et al., 2011]. На примере данных акваторий установлено, что распределение и структура таксоценов диатомовых бентоса рыхлых грунтов зависят от воздействия ключевых абиотических факторов, в т.ч. техногенных поллютантов (соли тяжелых металлы, ПХБ, ПАУ, пестициды, нефтепродукты).

В пределах каждого полигона выделены группы станций, достоверно различающиеся по среднему уровню абиотических переменных и показателям структуры таксоцена диатомовых. В пределах каждой из групп формируется комплекс диатомовых с определенной структурой. Наибольший вклад во внутрикомплексное сходство и межкомплексное различие между выделенными группами станций вносят наиболее значимые индикационные и дискриминаторные виды с наибольшими показателями численности.

На примере б. Севастопольская по результатам анализа структуры таксоцена диатомовых с использованием метода главных компонент и на основе расчета коэффициентов ранговой

корреляции Спирмана (ρ) из исходных 26 физико-химических параметров выделена комбинация из 7 ключевых абиотических факторов (**глубина + фракция грунта 0,25÷0,1 мм + Cd + Eh + Mn + ПХБ + Zn**), в наибольшей степени определяющих количественное распределение диатомовых в биотопе.

На основе сходства станций по указанным факторам, все множество станций подразделено на три группы, соответствующие внутренней (I), внешней (II) и центральной части (III) акватории б. Севастопольская и различающиеся по среднему уровню абиотических параметров и по особенностям структуры комплексов диатомовых (рис. 1). Выделены наиболее значимые виды (индикационные и дискриминаторные), определяющие как особенности структуры каждого из комплексов, так и структурные отличия между комплексами. Межкомплексные отличия в структуре таксоцены диатомовых рыхлых грунтов обусловлены различной толерантностью дискриминаторных видов к влиянию ключевых абиотических факторов в Севастопольской бухте.



Рис. 1. Расположение групп станций в б. Севастопольская

Для объяснения изменений структуры таксоценов диатомовых под влиянием антропогенных факторов проанализированы две акватории с различным уровнем техногенного загрязнения – б. Карантинная и б. Ласпи. Для большинства поллютантов средний уровень загрязнения грунтов в б. Карантинная выше в 4 – 13 раз, по сравнению с условно чистой б. Ласпи.

На уровне 25 % сходства все множество станций разделяется на 2 группы, объединяющие станции каждого из полигонов (рис. 2).

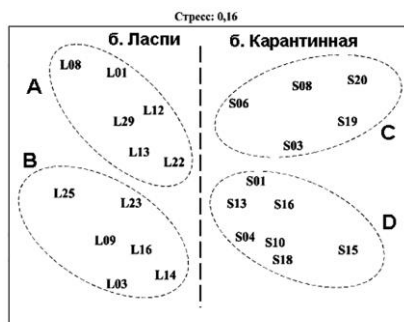


Рис. 2. Комплексы станций в б. Карантинная и б. Ласпи. Пунктиром показано разделение станций между районами и внутрирайонные группировки.

На уровне сходства 37% каждая из двух групп подразделяется на 2 группировки, соответствующие таксоценотическим комплексам с характерным набором видов диатомовых. Для каждого из комплексов и группировок выделены индикационные и дискриминационные виды, вносящие основной вклад во внутрикомплексное сходство и межкомплексные различия. Достоверные различия в видовом составе и развитии отдельных видов проявляются как на межкомплексном уровне, так и на уровне группировок. Межкомплексные отличия в структуре таксоценов выражены в большей степени и вызваны разной реакцией к высокому уровню поллютантов видов-дискриминаторов, определяющих эти различия. Внутрикомплексные отличия структуры менее выражены и могут быть связаны со сходной реакцией дискриминационных видов на интегральное влияние ключевых абиотических факторов в пределах полигона.

Выделены наиболее значимые дискриминаторные виды, которые одновременно можно рассматривать и как индикационные виды: для условно чистого местообитания б. Ласпи это – *Tabularia tabulata*, *Amphora proteus* и *Nitzschia longissima*; для техногенно загрязненной б. Карантинная – *Nitzschia compressa*, *Diploneis smithii*, *Nitzschia sigma*, *Fallacia forcipata*, *Ardissonea crystallina* и *Pinnularia quadratarea*.

Оценено разнообразие таксоценов диатомовых в биотопах с различным уровнем техногенного загрязнения – в приустьевой зоне р. Бельбек (слабозагрязненное побережье), в эстуарии р. Черная (сильнозагрязненная внутренняя часть Севастопольской бухты – Инкерман) и на контрольной точке R3 (условно чистое побережье). Величины индексов TaxDI (рис. 3) близки к среднеожидаемому для Черного моря ($AvTD = 82,14$; $VarTD = 318,9$) и характеризуют

структуру таксоцены диатомовых в Инкермане как содержащую большую долю моно- и олиговидовых ветвей, по сравнению с большей долей поливидовых ветвей и широкой вариабельностью структуры таксоцены у Бельбека.

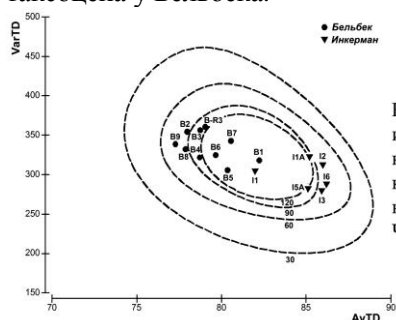


Рис. 3. Значения индексов AvTD и VarTD для каждой из 16 станций на полигонах Бельбек, Инкерман и контрольной точке R3, рассчитанные на основе списка видов Bacillariophyta Черного моря

На примере б. Балаклавская выявлены взаимосвязи между значениями индекса Δ^+ и ключевыми абиотическими факторами (рис. 4). Значение Δ^+ возрастает до предельно допустимого уровня каждого из факторов, но при дальнейшем усилении влияния данного фактора значение индекса Δ^+ начинает уменьшаться.

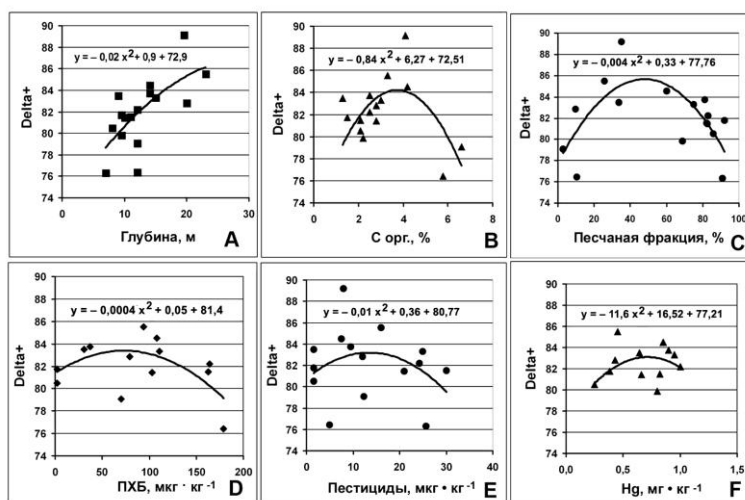


Рис. 4. Зависимость между ключевыми факторами и значениями Δ^+ для таксоцены диатомовых б. Балаклавская: А – глубина; В – Сорг; С – песчаная фракция грунта; D – ПХБ; E – пестициды; F – Hg

В результате ревизии флоры Bacillariophyta акватории Карадага и дополнения новыми данными создан аннотированный список из 299 видов и ввт диатомовых бентоса. Отмечены три рода (*Astartiella*, *Cocconeopsis*, *Rhoicosigma*) и 43 вида из числа новых для флоры Черного моря, а также 3 вида, описанные нами ранее как новые для науки. Структура таксоцена диатомовых у побережья Карадага содержит пропорциональные доли моно-, олиго- и поливидовых иерархических ветвей и в целом очень близка к структуре Bacillariophyta всего Черного моря. Выделены виды с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности, исчезновение которых вызовет значительные изменения в структуре древа. Поддержание неизменности условий обитания для таких видов – приоритетная мера по сохранению разнообразия диатомовых при заповедном режиме Карадага [Неврова, 2014, в печати].

Раздел 4 Новые находки донных диатомовых во флоре Черного моря. В ходе анализа собственных данных, а также ревизии материалов из коллекций А.И. Прошкиной-Лавренко (БИН РАН, Санкт-Петербург), Центра диатомовых исследований Ф. Хустедта (Бременхаузен, Германия), Музея естественной истории (Будапешт, Венгрия), Ботанического отдела Музея естественной истории (Лондон, Великобритания) совместно с проф. А. Витковски (Польша), проф. Х. Ланге-Берталот (Германия), к.б.н. М. Куликовским (Россия) и проф. Дж.П. Косиолек (США) отмечено 6 родов и 151 вид и ввт новых для Черного моря диатомовых бентоса (Приложение). Описано 7 новых для науки видов и выполнено 7 новых комбинаций.

В роде *Navicula* Borgy описан новый вид *Navicula parapontica* Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert., изменен статус и выполнена новая комбинация для одного из самых массовых видов черноморского микрофитобентоса – *N. pennata* (A.W.F. Schmidt) var. *pontica* Mereschk. – *Navicula pontica* (Mereschk.) Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert. [Witkowski et al., 2010].

Другой новый вид из рода *Navicula* первоначально был идентифицирован нами как *Navicula scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereschk. 1902 [Bas.: *Amphora scabriuscula* Cleve et Grove ex Cleve 1893; Syn.: *Alloioneis scabriuscula* (Cleve et Grove) Mereschk. 1902; *Stauroptera scalaris* Ehrenb. 1841; *Pinnularia borealis* var. *scalaris* (Ehrenb.) Cleve 1895]. Этот вид в течение XX столетия не был встречен ни в одном регионе Мирового океана. В наших

исследованиях этот вид отмечен многократно у побережья Крыма и Кавказа. После анализа исторических данных и изучения ультраструктуры черноморских экземпляров *N. scabriuscula*, данный вид описан в соавторстве как новый – *N. petrovii* Nevrova, Witkowski, Kociolek et Lange-Bertalot [Witkowski et al., 2014].

В результате ревизии рода *Lyrella* Karayeva в Черном море описаны в соавторстве 5 новых для науки видов: *Lyrella abruptapontica* Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert., *L. pontieuxini* Nevrova et al., *L. ruppelii* Nevrova et al., *L. karayevae* Nevrova et al., *L. pseudolyra* Nevrova et al. Выполнены новые комбинации и изменен статус у 6 видов: *L. dilatata* (A.W.F. Schmidt) Nevrova et al., *L. aestimata* (Hust.) Nevrova et al., *L. rudiformis* (Hust.) Nevrova et al., *L. granulata* (Grunow) Nevrova et al., *L. rattrayi* (Pant.) Nevrova et al., *L. bacillifera* (Pant.) Nevrova et al. [Nevrova et al., 2013]. Два последних вида являются ископаемыми и вымершими, и в современных таксоценах диатомовых не обнаружены. Указано 4 новых для флоры Черного моря вида: *L. majuscula* (Hust.) Witkowski, *L. fogedii* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin, *L. barbara* (Heiden in Heiden et Kolbe) D.G. Mann и *L. dilatata* (A.W.F. Schmidt) Nevrova et al. Таким образом, род *Lyrella* в Черном море в настоящее время насчитывает 25 видов и ввт, в сравнении с 12 – по [Гусляков и др., 1992], 17 – по [Рябушко, 2006, 2013], 11 – по [Algae of Ukraine, 2009].

В ходе исследований вдоль побережья Крыма и Кавказа обнаружен ряд видов, которые не регистрировали в течение всего XX столетия не только в Черном море, но и в Мировом океане, и считали вымершими. С помощью СМ и СЭМ изучена морфология клеток этих видов: *N. glabriuscula* Hust. var. *elipsoidales* Proshk.-Lavr., *Pinnularia trevelyana* (Donkin) Rabenh., *Cocconeis britannica* Naegeli, *Toxonidea insignis* Donkin и вышеупомянутый *Navicula petrovii* Nevrova et al. Помимо этого, совместно с А.М. Ляхом построены трехмерные модели клеток некоторых указанных видов и вычислены величины объема, площади поверхности и биомассы их популяций в сублиторали крымского побережья.

В разделе даны сведения по 6 новым для флоры Черного моря родам: *Amicula* Witkowski, *Astartiella* Witkowski et al., *Cocconeopsis* Witkowski et al., *Chamaepinnularia* Lange-Bertalot et Krammer, *Rhoicosigma* Grunow, *Trachysphenia* Petit. Они представлены видами *Amicula specululum*, *Astartiella bahusiensis*, *A. producta*, *Cocconeopsis*

breviata, *C. fraudulenta*, *C. pullus*, *Chamaepinnularia alexandrowiczii*, *Ch. clamans*, *Ch. truncata*, *Rhoicosigma compactum*, *Trachysphenia australis*. Дано краткое описание указанных представителей и оценена их встречаемость вдоль побережья Крыма и Кавказа.

Раздел 5 **Структура таксоценов диатомовых бентоса в Черном море** состоит из 3 подразделов. В первом из них по материалам собственных исследований в юго-восточной, южной и юго-западной частях черноморского побережья Крыма, а также побережья северного Кавказа, проведен анализ вертикального распределения диатомовых в диапазоне глубины от 0,5 до 75 м. Максимальное видовое богатство диатомовых Черного моря (514 видов и ввт) зафиксировано на глубине 6 – 10 м, минимальное (70 видов и ввт) – в диапазоне 51 – 75 м.

Показатели встречаемости комплекса фотофильных видов диатомовых (*Halamphora coffeaeformis*, *Navicula pontica*, *N. ramossissima*, *Licmophora gracilis*, *Microtabella delicatula*, *Nitzschia closterium*, *Cocconeis euglypta*, *C. scutellum* var. *parva*, *Caloneis densestriata*, *Tabularia tabulata*), максимальные на мелководье, уменьшаются с глубиной. Напротив, встречаемость комплекса сциафильных видов (*Rhabdonema adriaticum*, *Grammatophora serpentina*, *Diploneis smithii*, *Toxarium undulatum*, *Amphora proteus*) возрастает от мелководья к глубоководным местообитаниям. Показатели встречаемости комплекса видов, приуроченных к средней зоне морской сублиторали (*Nitzschia sigma*, *N. compressa*, *N. panduriformis*, *Fallacia forcipata*, *Diploneis bombus*, *Diploneis vacillans*, *Campylodiscus thureti*), наиболее стабильны именно в этом диапазоне глубины.

Во втором подразделе проанализирована представленность видов диатомовых бентоса. Наиболее обильными во флоре Черного моря являются поливидовые семейства Naviculaceae (12 родов / 178 видов и ввт), Bacillariaceae (7 / 121), Catenulaceae (5 / 104), Cocconeidaceae (3 / 63), Achnanthaceae (5 / 57). Максимальное богатство на уровне рода и минимальная видовая насыщенность отмечены для семейства Fragilariaceae (18 / 54).

Наибольшим разнообразием на видовом и внутривидовом уровнях среди диатомовых бентоса характеризуются роды *Navicula* (109 видов и ввт), *Nitzschia* (97), *Amphora* (85), *Cocconeis* (57), *Diploneis* (47), *Fallacia* (32), *Mastogloia* (32), *Lyrella* (27), *Achnanthes* (27), *Planothidium* (24), *Cymbella* (21), *Caloneis* (21) и *Licmophora* (21). Они образуют

наиболее насыщенные поливидовые ветви в структуре таксоцена диатомовых Черного моря.

Все обнаруженные в Черном море диатомовые бентоса (1094 вида и ввт) разделены на пять групп (по частоте их упоминания в литературе). Группу I образуют 120 видов, отмеченных в каждом из пяти регионов и стабильно присутствующих в составе региональной флоры (11% состава флоры). Группы II, III и IV сформированы из 103, 129 и 229 видов, встречающихся, соответственно, в четырех – трех – двух регионах. Эти виды являются обычными и нередкими для таксоценов диатомовых черноморской сублиторали. Наиболее многочисленна группа V, представленная 513 видами, упомянутыми однократно лишь в одном из пяти регионов. Среди них есть виды, довольно обильно развивающиеся в отдельных исследованных биотопах, но нигде более не встречающиеся. Однако подавляющее большинство представителей группы V – виды редкие либо единичные, составляющие около 50% диатомовой флоры Черного моря.

Проведена оценка ранга таксономической исключительности по степени встречаемости данного вида в разных регионах и разветвленности таксономической ветви. Виды, принадлежащие к поливидовым родам или семействам, близки в филогенетическом отношении, поэтому элиминация одного или даже нескольких таких видов из флоры региона не приведет к исчезновению ветви на уровне рода, семейства и порядка, и в целом мало скажется на общей структуре древа таксоцена. Такие виды характеризуются рангом низкой таксономической исключительности.

Виды, формирующие моно- или олиготаксонную ветвь вплоть до уровня порядка и встречающиеся в нескольких регионах, характеризуются рангом высокой таксономической исключительности. Среди редких и единичных видов диатомовых выделены 33 вида (встреченные в нескольких регионах) с подобным рангом. В случае элиминации такого вида из региональной флоры исчезнет целая филогенетическая ветвь, что определит заметные изменения в структуре таксоцена диатомовых региона. В классе *Coscinodiscophyceae* отмечено 21, *Fragilariophyceae* – 10, *Bacillariophyceae* – 2 таких вида.

Среди единичных видов в составе моно- и олиговидовых таксонов (встреченных только в одном из регионов) особо выделены

12 регион-специфичных видов с рангом наивысшей таксономической исключительности. У побережья Румынии и в районе СЗЧМ отмечено по 3 таких вида, у берегов Крыма – 6 (табл. 1).

Таблица 1

Виды с рангом наивысшей таксономической исключительности

Вид	Род	Семейство	Порядок	Класс	Регион
<i>Brachysira aponina</i>	1	1	1	Bacillariophyceae	СЗЧМ
<i>Proshkinia complanatula</i>	1	1			СЗЧМ
<i>Cavinula lacustris</i>	1	1			Румыния
<i>Neidium binodis</i>	1	1			Крым
<i>Amicula specululum</i>	1	1			
<i>Astartiella bahusiensis</i>	1	1	1		
<i>Astartiella producta</i>					
<i>Astartiella</i> sp.1DV	1				
<i>Pauliella taeniata</i>	1				
<i>Stictodiscus nitidus</i>	1	1	1	Coscinodiscophyceae	СЗЧМ
<i>Orthoseira roeseana</i>	1	1	1		Румыния
<i>Hannaea arcus</i>	1	1	1	Fragilariophyceae	

В третьем подразделе с помощью индекса TaxDI дана количественная оценка структуры таксоценов донных диатомовых в исследованных районах побережья Крыма по сравнению со среднеожидаемым уровнем, соответствующим структуре диатомовой флоры Чёрного моря. Значения Δ^+ , рассчитанные для таксоценов диатомовых б. Севастопольская (83,7) и Инкермана (84,6), на графике находятся у верхней границы 95% вероятности, для побережья Карадага – над границей (84,8). Значения Δ^+ для таксоценов у пос. Марьино, б. Ласпи, Балаклавской и побережья у Бельбека (81,3, 82,7, 82,5 и 81,7 соответственно) близки к среднеожидаемому для флоры диатомовых Чёрного моря (82,1).

Показатели Δ^+ для таксоценов диатомовых в акваториях Каркинитского залива, у м. Сарыч, б. Голубая и побережья у пос. Новый Свет (75,7, 78,5, 78,2, 79,6 соответственно) находятся ниже

среднеожидаемой и вблизи нижней границы вероятности, что можно объяснить недоисследованностью указанных районов. Наши данные основаны на небольшом количестве проб – от 4 до 8, что позволило выявить и учесть в расчетах лишь 50 – 80% ожидаемого видового богатства на этих полигонах (согласно прогностической оценке, результаты которой изложены в разделе 7).

Расположение на графике значений индекса вариабельности Δ^+ для таксоценов диатомовых из каждого района побережья Крыма почти зеркально отражает положение значений индекса Δ^+ относительно среднеожидаемого уровня (318,89) для флоры Bacillariophyta Чёрного моря. Особенности структуры таксоценов диатомовых каждого из районов обусловлены своими причинами.

Структура таксоценов диатомовых в районе Инкермана характеризуется большой долей моно- и олиговидовых ветвей, замыкающихся на уровнях семейств и порядков, при невысоком видовом богатстве (116 видов и ввт), что свидетельствует об элиминации многих видов, не выдерживающих высокого уровня загрязнений в донных отложениях данной акватории.

Структура таксоценов диатомовых в главной Севастопольской бухте, подверженной умеренному антропогенному воздействию, характеризуется довольно высоким видовым богатством (186 видов и ввт) и паритетным соотношением олиго- и поливидовых ветвей, замыкающихся на уровне рода, при наличии моновидовых ветвей, замыкающихся на уровнях семейств и порядков.

Таксоцены диатомовых в акваториях с низким уровнем загрязнения, но с высокой вариабельностью абиотических факторов (побережье Карадага, м. Фиолент, б. Омега, б. Двукорная), отличаются наиболее высокими показателями видового богатства. Структура таксоценов данных акваторий сформирована из ветвей различного видового насыщения и разной иерархии, с преобладанием поливидовых таксонов, замыкающихся на родовом уровне. Показатели Δ^+ для данной группы полигонов на графике находятся выше (для побережья Карадага = 84,79) либо ниже (для б. Омега = 79,23, м. Фиолент = 76,71, б. Двукорная = 79,00) границы 95% вероятности.

Формирование структуры таксоценов происходит вследствие возрастания / редуцирования видового богатства таксоценов с

появлением / исчезновением новых ветвей на таксономическом древе, которые сходятся на различных уровнях иерархии (от вида до порядка). При этом процессы появления / исчезновения новых ветвей на уровне вида, замыкающихся на общий родовой узел, происходят чаще, чем возникновение / элиминация новых ветвей, агрегирующихся на высоких уровнях (семейство или порядок).

Наращение / убывание числа видов происходит, в основном, при выявлении / исчезновении ряда близкородственных видов. Новые виды, формирующие моновидовые ветви, которые замыкаются на более высоких уровнях иерархии, появляются в структуре таксоцена намного реже. Обратный процесс – упрощение структуры таксоцена (редуцирование олиго- или поливидовых ветвей до моновидовых) – также может иметь место либо при особо неблагоприятных внешних воздействиях, либо в случае недоизученности данного района, когда несколько близких видов объединяются исследователем в один.

Следуя алгоритму расчета значений индекса Δ^+ , вклад (или исчезновение) значительного числа новых близкородственных видов оказывает более заметное влияние на архитектуру иерархического древа таксоцена, чем появление / элиминация новых видов с дальней степенью филогенетического родства. Иными словами, чем выше в общем видовом богатстве таксоцена доля видов, относящихся к поливидовым близкородственным ветвям, тем ниже может быть среднее значение индекса Δ^+ .

В разделе 6 **Оценка воспроизводимости и достоверности определения видового состава диатомовых** рассчитан ожидаемый уровень видового богатства диатомовых на полигоне Бельбек. Статистически оценена воспроизводимость определения видового состава при изучении 6 повторностей с одной станции полигона, а также достоверность различий между разными станциями, при усреднении 6 повторностей, взятых на каждой из них. На песчано-илистом субстрате полигона в диапазоне глубины 6 – 19 м выполнено 10 станций (по 6 повторностей на каждой), на которых обнаружено 279 видов и ввт диатомовых. Доля массовых видов составляла 26,0% – 74,4% общего числа видов на каждой станции, в среднем $50,2 \pm 7,2$ % общего числа выявленных видов. На основе 4 алгоритмов (Jack-knife-1 и 2, Chao-2 и S_{∞}) выполнен прогноз видового богатства (S_{exp}) таксоцена диатомовых. Установлено, что метод S_{∞}

наиболее точно оценивает параметр S_{exp} , остальные эstimаторы дают его завышенную на 32 – 47% оценку [Petrov, Nevrova, 2014].

При анализе любой одной станции может быть выявлено 35% общего числа видов на полигоне, любых двух – около 50% видов (рис. 5). Для обнаружения 80% видового богатства диатомовых на полигоне следует проанализировать не менее 5 – 6 станций.

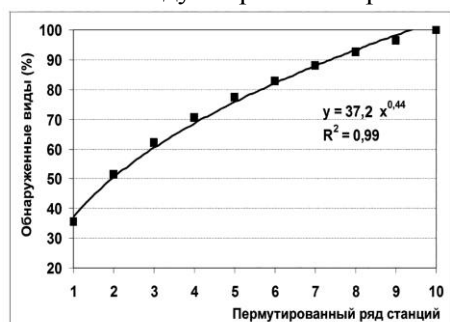


Рис. 5. Доля выявленных видов на полигоне Бельбек в зависимости от разного числа станций

Для оценки воспроизводимости определения видового состава при сопоставлении 6 повторностей, взятых с каждой из 10 станций полигона, а также достоверности различий между разными станциями, рассчитаны все попарные коэффициенты сходства. Подтверждено, что коэффициент 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. При этом достоверные различия видового состава диатомовых между любыми повторностями с одной станции отсутствуют [Petrov, Nevrova, 2014].

Раздел 7 Прогноз видового богатства диатомовых у побережья Крыма при разных условиях обитания и количестве собранных проб. Проведена оценка видового богатства диатомовых на полигонах юго-западного Крыма на основе 4 упомянутых алгоритмов, расчет зависимости между усилиями пробоотбора и получением наиболее полной информации о составе таксоцена в различном масштабе. Использованы данные по видовому составу диатомовых на 93 станциях, расположенных на песчано-илистых субстратах в диапазоне глубины 6–48 м в бухтах Севастопольская, Балаклавская, Карантинная и Ласпи, а также приустьевых акваториях рек Бельбек и Черная (Инкерман). Для анализа акватория б. Севастопольская разделена на 3 части (внутренняя,

средняя и внешняя), значительно различающиеся по ключевым абиотическим параметрам [Петров и др., 2005]. Всего на 93 станциях встречено 433 вида и ввт донных диатомовых. Рассмотрение разнообразных биотопов позволяет учитывать в анализе экологически обусловленные различия видового состава таксоценов, что подразумевает большую объективность выводов.

Прогноз видового богатства (S_{exp}), полученный на основе метода S_{∞} , наиболее сходен с реальным числом видов (S_{obs}), и составляет 101–119% для разных полигонов. Остальные алгоритмы дают более завышенные результаты по отношению к реально выявленному числу видов на каждом из полигонов (Chao-2 – на 21–70%, Jack-knife-1 и Jack-knife-2 – на 23–58%).

Для каждого полигона построены зависимости накопления новых видов с увеличением количества станций (рис. 6). Наиболее быстрый прирост S_{exp} выявлен для полигона Бельбек. Общее число видов (244), обнаруженное здесь на 9 станциях, составляет 56% полного списка для всех 93 станций (433 вида и ввт).

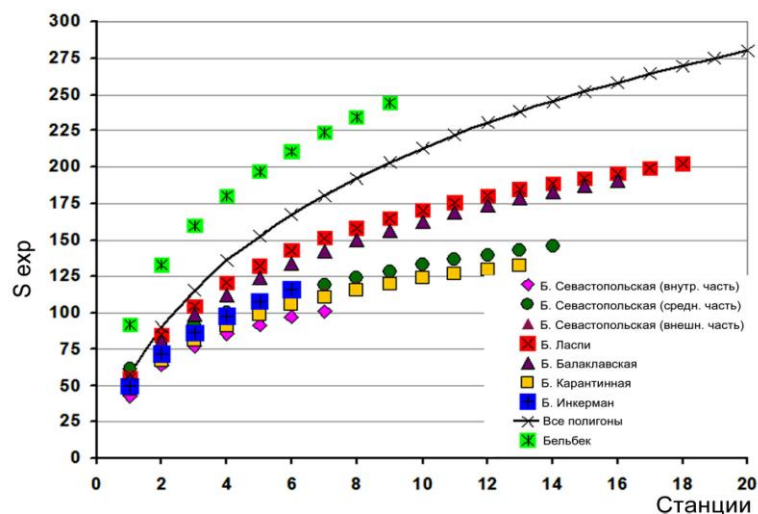


Рис. 6. Кумулятивные кривые ожидаемого прироста числа видов для различных полигонов (от 7 до 18 станций на каждом) и усредненная кривая для последовательности всех 93 станций

Кумулятивные кривые для остальных полигонов имеют более пологий вид и меньшее количество выявленных видов, несмотря на большее число проанализированных проб. Сходный характер накопления видов с увеличением числа проб выявлен для полигонов бухт Ласпи, Балаклавская, Севастопольская, Карантинная и Инкерман, при том, что количество проб и число видов, обнаруженных на каждом из полигонов этой группы, очень различались. Достижение горизонтальной асимптоты S_{exp} не выявлено ни для одного из полигонов, следовательно, реальное число S_{obs} , полученное при анализе проб, значительно ниже S_{exp} , полученного при использовании эстиматоров.

На основе кумулятивной кривой, обобщающей результаты по всем 93 станциям (см. рис. 6) и нивелирующей биотопические различия между полигонами, рассчитана зависимость между числом проб (X) и долей выявленных видов (Y , % списка видов). Зависимость надежно описывается log-уравнением (коэффициент корреляции 0,99).

Выявление около 50% видов Bacillariophyta, обитающих на песчано-илистых грунтах в диапазоне глубины 5–45 м, требует рассмотрения не менее 10 проб, выявление 67% видов – не менее 20 проб, а 80 % видов – около 40 (при допущении равной вероятности встречи в пробе любого вида). Полученные результаты позволяют спланировать минимальное число проб, необходимое для выявления наибольшего видового богатства диатомовых при исследовании новых регионов со сходными экологическими условиями [Петров, Неврова, 2012; Petrov, Nevrova, 2013].

В разделе 8 **Таксономическое разнообразие донных диатомовых в различных регионах Черного моря** обоснована необходимость применения показателя оценки разнообразия, не зависящего от размера и количества повторностей проб, числа видов в пробе и параметров их обилия в биотопе. Таким свойством обладает индекс таксономической отличительности TaxDI [Warwick, Clarke, 1995; Clarke, Warwick, 1998; Warwick, Clarke, 1998]. Он позволяет выявить аспекты разнообразия в биотопе на основе иерархического древа таксоцена диатомовых, статистически достоверно оценить региональные различия структуры и отклонения значений индекса от среднеожидаемого уровня, рассчитанного для Черного моря в целом, используя массивы исторических данных, представленные простыми списками видов.

Применение показателей TaxDI позволяет оценить длину ветвей иерархического дерева. Очевидно, что математический «вес» данного параметра должен возрастать с повышением таксономического уровня. По алгоритмам пакета PRIMER v5 принята градация длины ветвей, соответствующая таксономической значимости каждого из уровней: ввт – 3,6, вид – 27,1, род – 43,2, семейство – 56,4, порядок – 81,5, класс – 100, отдел – 100. Рассмотрены примеры условных древ, иллюстрирующие варианты структуры таксоценов, которые обуславливают различия при расчете значений индексов TaxDI.

Наибольшее видовое богатство донных диатомовых отмечено у берегов Крыма – 882 вида и ввт (80,6% общего числа видов и ввт, зарегистрированных в Черном море) и СЗЧМ – 556 видов и ввт (50,6%), после исключения стенобионтных форм (обнаруженных однократно в лиманах с исключительными экологическими условиями, прежде всего, соленостью). В других регионах число видов несколько ниже: у побережья Румынии – 357 видов и ввт (32,6 %), Болгарии – 270 (24,7 %), Кавказа – 309 (28,2%).

Сходство региональных флор диатомовых Черного моря оценено с помощью коэффициента Брей-Куртиса для 5 возрастающих уровней иерархического дерева (от ввт до порядка). Максимальное сходство состава флор, отмеченное для всех таксономических уровней, выявлено для регионов Крым – СЗЧМ, где значения коэффициента для разных уровней иерархии достигали соответственно 61,1, 61,7, 96,5, 96,5 и 94,9. Вторая по значимости величина коэффициента сходства отмечена на уровнях ввт и видов для регионов СЗЧМ – Румыния, а на уровнях родов, семейств и порядков – между регионами Кавказ – Румыния. Наименьшее сходство на всех уровнях отмечено для регионов Крым – Болгария. Значения сходства между всеми остальными регионами находятся в диапазоне 50 – 80%.

На основе обновленного списка видов из пяти регионов проведен межрегиональный анализ разнообразия и структуры таксоценов диатомовых Черного моря. Рассчитаны средние значения индекса $AvTD (\Delta^+)$ и его вариабельности $VarTD (\Lambda^+)$ для таксоценов диатомовых бентоса из этих регионов и оценено их отклонение от среднеождаемого уровня для всего Черного моря (рис. 7) [Nevrova 2012; Неврова, 2013].

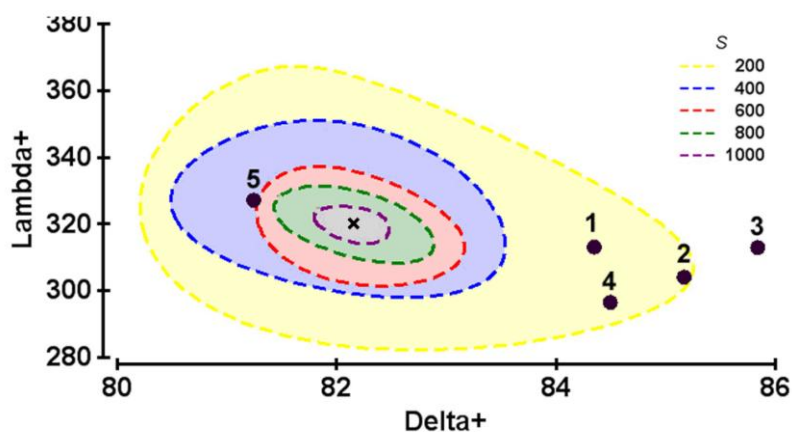


Рис. 7. Расположение на эллипсе значений индексов Δ^+ и Λ^+ для таксоценов диатомовых из 5 регионов: 1 – побережье Болгарии, 2 – побережье Кавказа, 3 – побережье Румынии, 4 – СЗЧМ, 5 – побережье Крыма. x – среднеожидаемое значение индекса TaxDI, рассчитанное на основе списка Bacillariophyta всего Черного моря

Эллипс (95% вероятности) оконтуривает пределы изменений средних величин таксономических расстояний, рассчитанных между двумя видами при 1000-кратных случайных попарных выборках в каждом подмножестве видов (10, 20, 50, 100, и т.д.), отобранных также случайным образом из регионального списка видов диатомовых.

Значения индексов Δ^+ и Λ^+ располагаются в пределах границ эллипса, сужающегося в направлении увеличения числа видов. Удаление положения точек от центра эллипса характеризует усиление отклонения значения индексов разнообразия в конкретном регионе от среднеожидаемого значения для флоры диатомовых Черного моря (центр эллипса).

Значение Δ^+ для таксоценов диатомовых у Крыма наиболее низко ($81,38 \pm 0,2$) и ближе всего к среднеожидаемому значению Δ^+ для флоры диатомовых Черного моря (82,14). Это обусловлено большой долей поливидовых ветвей в строении древа, что приводит к понижению вертикальной выровненности в структуре таксоценоа диатомовых крымского региона.

Значения индекса Δ^+ для остальных регионов намного выше среднеожидаемого уровня (для СЗЧМ – $84,07 \pm 0,2$, для Болгарии – $84,45 \pm 0,6$, для Кавказа – $85,1 \pm 0,2$), с максимумом для региона Румынии ($85,9 \pm 0,2$), превышающим верхнюю границу эллипса. Такое удаленное положение точек по отношению к центру эллипса указывает на значительную долю олиговидовых ветвей, замыкающихся на таксономических уровнях рода и семейства, что определяет более уплотненную модель таксономической структуры сообществ диатомовых у берегов СЗЧМ, Болгарии и Кавказа.

По сравнению с другими регионами, в структуре таксоцены диатомовых у берегов Румынии в наибольшей степени представлены олиговидовые таксоны, влияющие на увеличение значений Δ^+ . Помимо этого, более высокая, по сравнению со среднеожидаемой, выровненность иерархической структуры определяется и большой долей в составе таксоцены диатомовых у румынского побережья видов, принадлежащих к IV – V группе встречаемости и обладающих рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности (см. табл. 1). Именно такие виды обладают наибольшим приоритетом для сохранения, поскольку их исчезновение может вызвать потерю целой филогенетической ветви, что существенно нарушает всю структуру иерархического древа региональной флоры и снижает значение индекса Δ^+ . В целом структура древа диатомовых региона Румынии характеризуется высокой таксономической выровненностью, наряду с широкой вариабельностью.

Сходные тенденции отмечены и в регионе Кавказа, точка индекса Δ^+ которого также расположена на графике вблизи верхней границы, что обусловлено наличием в составе региональной флоры видов с рангом высокой таксономической исключительности. Проведенные ранее [Неврова, Петров, 2008] расчеты показали, что при исчезновении всего четырех подобных видов (из 309) у побережья Кавказа структура древа региональной флоры редуцируется, и значение Δ^+ заметно снизится.

Таким образом, присутствие / отсутствие лишь немногих видов с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности оказывает существенное влияние на структуру иерархического древа таксоцены, изменяя положение точки Δ^+ региона по отношению к вероятностным границам. Именно соотношение различных по

степени видовой насыщенности ветвей на иерархическом древе диатомовых и обуславливает региональные отличия таксономической структуры по характеру выровненности (Δ^+) и вариабельности (Λ^+), как по сравнению с другими регионами, так и со среднеожидаемым уровнем для всего Черного моря.

Значения Δ^+ , соответствующие шельфовой зоне Болгарии (84,45) и СЗЧМ (84,07), также лежат на графике вблизи вероятностной границы. Значение Δ^+ для Крыма (81,38) на графике расположено немного ниже границы эллипса и вблизи линии среднеожидаемого значения Δ^+ , рассчитанного для флоры Черного моря. Это характеризует близость выровненности структуры таксоцена диатомовых на шельфе Крыма со структурой диатомовой флоры всего Черного моря. Иными словами, вдоль иерархического древа наблюдается пропорциональность в отношении числа низших таксонов к высшим, при последовательной агрегации к вышележащим иерархическим уровням.

Полученная модель межрегиональных отличий разнообразия согласуется также с максимальной видовой насыщенностью в структуре таксоцена диатомовых у побережья Крыма (отношение вид / род = 7), по сравнению с минимальной насыщенностью в структуре флоры у побережья Румынии (4,2).

При оценке индекса Λ^+ точки, соответствующие регионам Болгарии, Кавказа, Румынии и Крыма, расположились на графике вблизи среднеожидаемого значения (318,9), что указывает на сходство агрегированности низших таксонов в таксоны более высокого ранга с характером агрегированности таксонов вдоль древа, построенного на основе списка видов Черного моря.

Для большинства районов показатель Λ^+ находится в пределах границ вероятностного эллипса, и только для региона СЗЧМ лежит у нижней границы эллипса ($293,0 \pm 0,2$), что указывает на низкую вариабельность разнообразия таксоценов диатомовых данного регионе. Для Крыма, Болгарии и Румынии показатель Λ^+ находится примерно на уровне среднеожидаемого значения (318,9), что указывает на сходную вариабельность разнообразия таксоценов диатомовых в этих регионах.

Анализ TaxDI выявляет межрегиональные отличия таксономической структуры, но не объясняет топологические причины, приводящие к отклонениям значений индексов Δ^+ или Λ^+

от среднеожидаемых значений. Такие отклонения могут быть связаны как с разным характером агрегирования таксонов вдоль восходящих иерархических уровней, так и с неравномерной представленностью в архитектонике каждого регионального древа олиго- и монотаксонных ветвей, входящих в состав трех классов Bacillariophyta. Для получения дополнительной информации проведен межрегиональный анализ структуры отдельно по каждому из классов (Coscinodiscophyceae – 106, Fragilariophyceae – 101, Bacillariophyceae – 891 вид и ввт).

Значения индексов Δ^+ и Λ^+ , рассчитанные только для класса Coscinodiscophyceae из регионов Румынии, СЗЧМ, Крыма и Кавказа, близки к среднеожидаемому для Черного моря, что указывает на сходство структуры региональных флор диатомовых в пределах данного класса со структурой черноморской флоры. Для Болгарии значение Δ^+ для Coscinodiscophyceae минимально ($83,33 \pm 0,8$), значение вариабельности Λ^+ максимально (673,9). Особенности структуры древа диатомовых данного класса у Болгарии могут быть объяснены снижением разнообразия и минимальной выровненностью, что обусловлено наибольшей степенью агрегированности таксонов низшего уровня в таксоны более высокого ранга.

Около 56% видового богатства класса Coscinodiscophyceae в регионе Болгарии объединяются всего в три наиболее насыщенных рода (*Coscinodiscus*, *Hyalodiscus* и *Melosira* – 9, 3 и 3 вида соответственно), и около 52% ввт – в два наиболее представительных семейства (Coscinodiscaceae и Hyalodiscaceae). Для остальных регионов агрегированность исходных видов и ввт до уровня рассматриваемых трех родов и двух семейств ниже и составляет соответственно: для Крыма – 24,7 и 22,0 %, Кавказа – 29,3 и 19,5, СЗЧМ – 29,3 и 25,9, Румынии – 32,7 и 27,6.

В пределах класса Fragilariophyceae максимальное значение Δ^+ отмечено для побережья Кавказа ($89,4 \pm 1,0$), минимальное – для Румынии (83,2). Остальные регионы характеризуются повышенной выровненностью (т.е. относительной пропорциональностью таксонов на восходящих уровнях иерархического древа), по сравнению со среднеожидаемым значением Δ^+ для флоры диатомовых Черного моря. Таксономическая структура для региона Кавказа характеризуется наивысшей степенью выровненности за счет меньшей, по сравнению с другими районами, степенью

агрегации исходных ввт в таксоны более высокого уровня. Так, степень агрегации в два наиболее представительных семейства (*Fragilariaceae*, *Licmophoraceae*) для Кавказа составляет около 59 % исходного числа ввт. Доля общего числа исходных ввт, агрегированных в два наиболее представительных семейства, составляет для Болгарии – 68 %, Крыма – 69 %, СЗЧМ – 72 % и Румынии – 74,5%.

Наименьшее значение Δ^+ отмечено для района Кавказа (479,6), наибольшее – для региона Болгарии (653,9). Степень вариабельности Δ^+ для класса *Fragilariophyceae* в регионах Румынии, СЗЧМ и Крыма близка к среднеожидаемому для Черного моря.

Структура самого многочисленного класса *Bacillariophyceae* характеризуется наименьшей выровненностью и высокой вариабельностью. Для всех регионов (кроме Крыма) значения Δ^+ существенно выше среднеожидаемого уровня, в то время как значение Δ^+ – ниже среднеожидаемого. Значение Δ^+ для Крыма минимально (90,12) и близко к среднеожидаемому, рассчитанному для *Bacillariophyceae* по всему Черному морю (90,6). Высокие значения Δ^+ для регионов Болгарии, Румынии, СЗЧМ и Кавказа определяются более высокой (по сравнению с шельфом Крыма) агрегированностью таксонов низшего уровня в высшие, что отмечается на всех уровнях иерархии класса *Bacillariophyceae*.

Так, пять наиболее обильных в микрофитобентосе Черного моря родов (*Navicula* – 91 вид и ввт, *Nitzschia* – 84), *Amphora* – 70, *Cocconeis* – 52 и *Diploneis* – 38), объединяют 45,8 % общего числа видов и ввт класса *Bacillariophyceae* (730). Для остальных регионов объединение видов и ввт из этих пяти родов составляет: для Болгарии и СЗЧМ – по 46,6%, Кавказа – 47%, Румынии – 49,4%.

Доля общего числа таксонов низшего уровня, агрегированных в наиболее представительные семейства *Bacillariaceae*, *Naviculaceae* и *Catenulaceae*, для региона Крыма наибольшая (46,71%), в то время как для СЗЧМ, Кавказа, Болгарии и Румынии это соотношение составляет 40,65, 42,0, 43,20 и 43,50%, соответственно.

Наряду со снижением Δ^+ для Крыма, вызванным понижением выровненности архитектуры древа, возрастает вариабельность – значение Δ^+ ($377,56 \pm 4,0$) выше среднеожидаемого для всего класса *Bacillariophyceae* Черного моря. Для СЗЧМ, Болгарии и Кавказа

наблюдается «зеркальное расположение» значений Λ^+ по отношению к индексу Δ^+ .

Анализ отклонения от среднеожидаемого уровня значений индексов TaxDI может использоваться для оценки долговременного воздействия условий среды на особенности разнообразия таксоценов. В регионах, для которых значения Δ^+ и Λ^+ значительно превышают среднеожидаемый уровень для Черного моря, в структуре таксоценов зачастую в большей степени представлены олиго- и монотаксонные ветви. Их наличие усиливает компонент вертикальной выровненности топологии иерархического дерева. В свою очередь, наличие в составе таксоценов поливидовых ветвей усиливает вариабельность структуры. Особенности формирования конкретного таксоценов, в структуре которого широко представлены регион-специфичные виды, вероятно, вызваны воздействием нескольких факторов. В их числе укажем стабильные и гомогенные условия в северо-западной и северо-восточной частях Черного моря, приводящие к сужению разнообразия экологических ниш и наличию значительного числа стенобионтных видов. В регионах СЗЧМ, Румынии и Болгарии шельф представлен слабо наклоненной отмелью, почти равномерно покрытой песчано-илистыми донными отложениями, образованными вследствие выноса крупных рек – Днепра, Днестра, Буга, Дуная. В регионе Кавказа, напротив, узкая абразионная зона сублиторали с резким уклоном образована скалистым дном и практически лишена рыхлых грунтов вследствие сильных подводных течений.

У побережья Крыма множество различных форм донного рельефа и типов донных отложений способствуют большему разнообразию экологических ниш и таксономической диверсификации, что приводит к сильной разветвленности дерева таксоценов диатомовых, когда большинство исходных таксонов замыкается на филогенетически общем узле, соответствующем уровню рода или семейства. Доля монотаксонных ветвей в структуре дерева региона Крыма может быть снижена, с одной стороны, за счет большого числа близкородственных таксонов, а с другой – повышена вследствие обнаружения многочисленных новых находок. Таким образом, структура дерева донных диатомовых в акватории Крыма характеризуется как наиболее близкая к среднеожидаемой структуре Bacillariophyta Черного моря.

Другой фактор – антропогенное воздействие – приводит в первую очередь к элиминации моновидовых ветвей, что вызывает

потерю всей таксономической ветви, поэтому охрана видов и ввт с наивысшим рангом таксономической исключительности имеет приоритетность для сохранения генетического пула таксоцена. Применительно к донным диатомовым, одним из путей сохранения высокого таксономического разнообразия может являться поддержание неизменности экологических условий и минимизация негативных воздействий в местах их обитания.

ВЫВОДЫ

Изложенное в диссертации обобщение теоретических и практических результатов исследований позволило охарактеризовать флору Bacillariophyta северного шельфа Черного моря, оценить особенности межрегионального разнообразия и выявить причины возникновения отличий, проследить влияние различных абиотических условий на структуру таксоценов донных диатомовых и осуществить прогноз их видового богатства.

1. В результате ревизии литературных данных и объединения с собственными материалами проведена оценка современного таксономического богатства диатомовых бентоса Черного моря, к настоящему времени насчитывающего 953 вида (1094 видовых и внутривидовых таксонов), принадлежащих к 149 родам, 61 семейству, 32 порядкам и 3 классам Bacillariophyta.

2. Наибольшее видовое богатство установлено у берегов Крыма – 80,6 % общего числа (882 видов и ввт) и в СЗЧМ – 50,6 % (556). У побережья Болгарии обнаружено 24,7 % (270), Румынии – 33% (357); Кавказа – 28,2 % (309).

3. Наибольшее сходство состава диатомовой флоры выявлено для прибрежных регионов Крым – СЗЧМ, наименьшее – для регионов Крым – Болгария.

4. Виды, стабильно присутствующие в составе флор всех регионов, составляют 11%. Около 50% диатомовой флоры Черного моря насчитывают редкие и единичные виды. Среди единичных видов выделена группа из 33 видов с рангом высокой таксономической исключительности, принадлежащих к моно- и олиговидовым ветвям, и встреченных в нескольких регионах. Наличие (или исчезновение) этих видов в составе флоры определяет заметные изменения в структуре таксоцена диатомовых региона.

5. Среди моно- и олиговидовых ветвей особо выделена группа из 12 регион-специфичных видов с рангом наивысшей таксономической исключительности, отмеченных только в одном из регионов. Исчезновение подобных видов из состава региональной флоры приводит к элиминации целой филогенетической ветви (включающей род, семейство или порядок со специфическим геномом) из флоры Черного моря, что может привести к заметным изменениям архитектоники иерархического древа бентосных Bacillariophyta.

6. Таксоцены диатомовых у побережья Крыма характеризуются определенной структурой, которую в большей степени формируют индикаторные и дискриминаторные виды. Наиболее значимые по величине вклада в среднее внутрикомплексное сходство индикаторные виды могут выступать и видами-дискриминаторами по значению вклада в межкомплексное различие. Такие виды определяют общие особенности структурной организации каждого из комплексов и структурные различия между комплексами, которые могут возникать под влиянием факторов внешней среды. Это *Nitzschia compressa*, *Nitzschia sigma*, *Bacillaria paxillifer*, *Grammatophora marina*, *Tabularia tabulata*, *Tabularia gaillonii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Diploneis smithii*, *Caloneis liber*, *Melosira moniliformis*, *Lyrella abrupta*, *Cocconeis scutellum*, *Navicula parapontica*, *Amphora proteus*, *Fallacia forcipata*.

7. Выделена комбинация ключевых абиотических факторов: глубина + доля песчаной фракции грунта + редокс-потенциал + ПХБ + общий органический углерод + пестициды + тяжелые металлы (Cd + Mn + Hg + Zn), совместное воздействие которых в наибольшей степени определяет структуру таксоценов диатомовых в биотопах с различной степенью загрязнения.

8. Структура таксоценов диатомовых в сильно загрязненных биотопах характеризуется пониженным таксономическим разнообразием, вызванным преобладанием поливидовых ветвей в иерархическом древе, по сравнению со среднеожидаемым уровнем для всего Черного моря. В менее загрязненных местообитаниях структура таксоценов близка к среднеожидаемому уровню.

9. Выявлены 6 новых для флоры Черного моря родов и свыше 150 новых для флоры Черного моря видов. Описаны в соавторстве 7 новых для науки видов, выполнены новые таксономические комбинации для 7 видов.

10. Наиболее представительными семействами Bacillariophyta в черноморском микрофитобентосе являются Naviculaceae, Bacillariaceae, Catenulaceae, Cocconeidaceae, Achnanthaceae. Наибольшее богатство на уровне рода отмечено для сем. *Fragilariaceae*. Роды *Navicula*, *Nitzschia*, *Amphora*, *Cocconeis*, *Diploneis*, *Fallacia*, *Mastogloia*, *Lyrella*, *Achnanthes*, *Planothidium*, *Cymbella*, *Caloneis* и *Licmophora* являются самыми многочисленными и формируют наиболее насыщенные поливидовые ветви в иерархической структуре таксоценов диатомовых Черного моря.

11. Максимальное видовое богатство диатомовой флоры отмечается в диапазоне глубины от 2 до 15 м и уменьшается до минимума к нижней границе обитания 51 – 75 м.

12. Годовая сукцессия таксоценов диатомовых на бетонном субстрате на первой стадии характеризуется невысоким видовым разнообразием и доминированием двух видов. Во II полугодии уменьшается обилие доминантов и возрастают показатели сопутствующих видов и видового богатства. Максимального развития микроперифитон достигает в апреле, минимального – в октябре.

13. По результатам использования 4 алгоритмов (Jack-knife-1 и 2, Chao-2 и S_{∞}) установлено, что S_{∞} дает наиболее точное прогнозирование видового богатства таксоценов диатомовых, остальные эstimаторы дают завышенную на 32–47% оценку. Воспроизводимость результатов определения видового состава при сопоставлении 6 повторностей, взятых на каждой из станций, а также различия между разными станциями статистически достоверны.

14. Прогностическая оценка видового богатства показала, что для обнаружения примерно 50% видового состава диатомовых на отдельном полигоне следует проанализировать не менее 2 станций, а 80 % – не менее 6 станций. Для выявления около 50% всех видов при исследованиях региона требуется рассмотреть не менее 10 станций, а 80% – около 40 станций.

15. Межрегиональный анализ биоразнообразия показал, что значение индекса AvTD для Крыма минимально (81,38) и ближе всего к среднеожидаемому для диатомовой флоры Черного моря (82,14). Это свидетельствует о большой доле поливидовых ветвей в

структуре таксоцена диатомовых побережья Крыма, обуславливающей максимальную видовую насыщенность (соотношение вид/род=7) и приводящую к понижению вертикальной выровненности структуры иерархического древа. У берегов Румынии, напротив, значение AvTD максимально (85,9), что вызвано значительной долей моно- и олиговидовых ветвей и минимальной насыщенностью видами структуры таксоцена (вид/род=4).

16. Применение индекса таксономической отличительности обеспечивает статистически надежную оценку разнообразия и структуры таксоценов диатомовых, и может быть рекомендовано для мониторинга морских прибрежных экосистем и разработки мер для сохранения биоразнообразия при освоении зоны шельфа.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ

Монографии:

1. Guslyakov N.E., **Nevrova E.L.** Microphytobenthos / Black Sea Biological Diversity : Ukraine / Comp.: Yu. P. Zaitsev, B. G. Alexandrov ; NASU Odessa Branch Institute of Biology of the Southern Seas. – New York : United Nat. Publ., 1998. – P. 41–43; 199–215. – (GEF Black Sea Environmental Series ; vol. 7).

2. **Неврова Е. Л.** Антропогенное влияние на микрофитобентос Севастопольской бухты / Е. Л. Неврова // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу / отв. ред. Е. В. Павлова, Н. В. Шадрин ; НАН Украины, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь, 1999. – С. 168–175.

3. **Неврова Е. Л.** Микрофитобентос / **Е. Л. Неврова**, Н. К. Ревков, А. Н. Петров // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. – Севастополь, 2003. – С. 270–282; 288–302; 351–362.

4. Ковальчук Ю. Л. Диатомовые обрастания твердых субстратов / Ю. Л. Ковальчук, **Е. Л. Неврова**, Е. А. Шалаева ; Рос. акад. наук, Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова [и др.]. – М. : КМК, 2008. – 174 с.

5. **Неврова Е. Л.** Таксономическое разнообразие диатомовых бентоса Чёрного моря / **Е. Л. Неврова**, А. Н. Петров // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения

биоразнообразия и биотехнологического использования / под ред. Ю. Н. Токарева, А. В. Гаевской. – Севастополь, 2008. – С. 60–84.

Статьи в рецензируемых журналах из перечня ВАК:

6. Mil'chakova N. A. Peculiarities of periphyton on the concrete substratum in the Black Sea (Ukraine) / N. A. Mil'chakova, **E.L. Nevrova**, I. K. Evstigneeva // Int. J. on Algae. – 2002. – Vol. 4 iss. 2. – P. 16–31. **(международный импакт-фактор=0.195)**

7. Assessing evidence for random assembly of marine benthic communities from regional species pools / P. Somerfield, C. Arvanitidis, S. Faulwetter, G. Chatzigeorgiou, A. Vasileiadou, J. Amouroux, N. Anisimova, S. Cochrane, J. Craeymeersch, S. Dahle, S. Denisenko, K. Dounas, G. Duineveld, A. Grémare, C. Heip, M. Herrmann, I. Karakassis, M. Kedra, M. Kendall, P. Kingston, L. Kotwicki, C. Labrune, J. Laudien, **H. Nevrova**, A. Nikolaidou, A. Occhipinti-Ambrogi, R. Palerud, A. Petrov, E. Rachor, N. Revkov, H. Rumohr, R. Sarda, U. Zanas, E. Vanden Berghe, M. Wlodarska-Kowalczyk // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2009. Vol. 382. – P. 279–286. **(международный импакт-фактор=2.546)**

8. Biological geography of the European seas: results from the MacroBen database / C. Arvanitidis, P. Somerfield, H. Rumohr, S. Faulwetter, V. D. Valavanis, K. Vasileiadou, G. Chatzigeorgiou, E. Vanden Berghe, J. Vanaverbeke, C. Labrune, A. Grumare, M. Zettler, M. Kedra, M. Wlodarska-Kowalczyk, F. Aleffi, J. Amouroux, N. Anisimova, G. Bachelet, M. Bóntzow, S. Cochrane, M. Costello, J. Craeymeersch, S. Dahle, S. Degraer, S. Denisenko, C. Dounas, G. Duineveld, C. Emblow, V. Escavavage, M.C. Fabri, D. Fleischer, J. Gray, C. Heip, M. Hermann, H. Hummel, U. Janas, I. Karakassis, M. Kendall, P. Kingston, L. Kotwicki, J. Laudien, A. Mackie, **E. Nevrova**, A. Occhipinti-Ambrogi, G. Oliver, F. Olsgard, R. Palerud, A. Petrov, E. Rachor, N. Revkov, A. Rose, R. Sarda, W. Sijm, J. Speybroeck, G. Van Hoey, M. Vincx, P. Whomersley, W. Willems, A. Zenetos // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2009. Vol. 382. – P. 265–278. **(международный импакт-фактор=2.546)**

9. MacroBen' integrated database on benthic invertebrates of European continental shelves: a tool for large-scale analysis across Europe / E. Vanden Berghe, S. Claus, W. Appeltans, S. Faulwetter, C. Arvanitidis, P. J. Somerfield, I. F. Aleffi, J. M. Amouroux, N. Anisimova, G. Bachelet, S. Cochrane, M. J. Costello, J. Craeymeersch, S. Dahle, S. Degraer, S. Denisenko, C. Dounas, G. Duineveld, C. Emblow, V. Escavavage, M. C.

Fabri, D. Fleischer, A. Gremare, M. Herrmann, H. Hummel, I. Karakassis, M. Kedra, M. Kendall, P. Kingston, L. Kotwichi, C. Labrune, J. Laudien, **E. Nevrova**, A. Occhipinti, F. Olsgard, R. Palerud, A. Petrov, E. Rachor, N. Revkov, H. Rumohr, R. Sarda, W. C. H. Sijm, J. Speybroeck, U. Janas, G. Van Hoey, M. Vincx, P. Whomersley, W. Willems, M. Wlodarska-Kowalczyk, A. Zenetos, M. L. Zettler, C. Heip // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2009. – Vol. 382. – P. 225–238. (**международный импакт-фактор=2.546**)

10. Macroecology of the European soft sediment benthos: insights from the MacroBen database / T. J. Webb, I. F. Aleffi, J. M. Amouroux, G. Bachelet, S. Degraer, C. Dounas, D. Fleischer, A. Gremare, H. Hummel, I. Karakassis, M. Kedra, M. A. Kendall, L. Kotwichi, C. Labrune, **E. Nevrova**, A. Occhipinti, A. Petrov, N. Revkov, R. Sarda, N. Simboura, J. Speybroeck, G. Van Hoey, M. Vincx, P. Whomersley, W. Willems, M. Wlodarska-Kowalczyk // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2009. – Vol. 382. – P. 287–296. (**международный импакт-фактор=2.546**)

11. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava bay, Black Sea) / A. Petrov, **E. Nevrova**, A. Terletskaia, M. Milyukin, V. Demchenko // *Polish Bot. J.* – 2010. – Vol. 55, no 1. – P. 183–197. (**международный импакт-фактор=0.219**)

12. The genus *Navicula* in ancient basins. I. Two novelties from the Black Sea / A. Witkowski, M. Kulikovskiy, **E. Nevrova**, H. Lange-Bertalot, R. Gogorev // *Plant Ecol. Evol.* – 2010. – Vol. 143, no. 3. – P. 307–317. (**международный импакт-фактор=1.192**)

13. A revision of the diatom genus *Lyrella* Karayeva (Bacillariophyta: Lyrellaceae) from the Black Sea, with descriptions of five new species / **Nevrova E.**, A. Witkowski, M. Kulikovskiy, H. Lange-Bertalot, J.-P. Kociolek // *Phytotaxa.* – 2013. – Vol. 83, no. 1. – P. 1–38. (**международный импакт-фактор=1.295**)

14. Petrov A. N. Prognostic Estimation of Species Richness of Benthic *Bacillariophyta* / A. N. Petrov, **E. L. Nevrova** // *Int. J. on Algae.* – 2013. – Vol. 15 iss. 1. – P. 5–25. (**международный импакт-фактор=0.195**)

15. *Navicula petrovii* sp. nov. (Bacillariophyceae), a naviculoid diatom with amphoroid symmetry and its relationship to *Navicula sensu stricto* and other naviculoid genera / A. Witkowski, **E. Nevrova**, H. Lange-Bertalot, J.

P. Kocielek. – Stuttgart, 2014. – Nova Hedwigia, Beiheft 143. – P. 469–484.
(международный импакт-фактор=0.809)

16. Petrov A. N. Numerical analysis of the structure of benthic diatom assemblages in replicate samples (Crimea, the Black Sea) / A. N. Petrov, **E. L. Nevrova**. – Stuttgart, 2014. – Nova Hedwigia, Beiheft 143. – P. 245–253.
(международный импакт-фактор=0.809)

17. Petrov A. Extrapolative estimation of benthic diatoms (Bacillariophyta) species diversity in different marine habitats of the Crimea (Black Sea) / A. N. Petrov, **E. L. Nevrova** // Int. J. of Biodiversity. – 2013. – Vol. 2013, Article ID 975459. – P. 1 – 12.

18. **Неврова Е. Л.** Донные диатомовые водоросли на мелководье у Севастополя (Чёрное море) / **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 3. – С. 278–285.

19. **Неврова Е. Л.** Донные диатомовые водоросли рыхлых грунтов в глубоководной части устья Севастопольской бухты / **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 1. – С. 43–54.

20. Мильчакова Н. А. Фитоперифитон бетонного субстрата в Чёрном море (Украина) / Н. А. Мильчакова, **Е. Л. Неврова**, И. К. Евстигнеева // Альгология. – 2002. – Т. 12, № 1. – С. 96–110.

21. **Неврова Е. Л.** Видовой состав таксоцены бентосных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) бухты Ласпи (Чёрное море, Украина) / **Е. Л. Неврова**, Н. К. Ревков // Альгология. – 2003. – Т. 13, № 3. – С. 269–282. [Испр. к статье «Видовой состав таксоцены бентосных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) бухты Ласпи (Чёрное море, Украина)» / **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 2003. – Т. 13, № 4. – С. 460–464].

22. Петров А. Н. Сравнительный анализ структуры таксоцены донных диатомовых (*Bacillariophyta*) в районах с различным уровнем техногенного загрязнения (Чёрное море, Крым) / А. Н. Петров, **Е. Л. Неврова** // Мор. экол. журн. – 2004. – Т. 3, № 2. – С. 72–83.

23. Ревков Н. К. Изучение особенностей структуры таксоцены бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) с помощью методов многомерной статистики (бухта Ласпи, Чёрное море) / Н. К. Ревков, **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 2004. – Т. 14, № 2. – С. 168–177.

24. Петров А. Н. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Чёрное море, Крым) / А. Н.

Петров, **Е. Л. Неврова**, Л. В. Малахова // Мор. экол. журн. – 2005. – Т. 4, № 3. – С. 65–77.

25. **Неврова Е. Л.** Редкие для Чёрного моря и новые для Крыма бентосные виды Bacillariophyta / **Е. Л. Неврова**, Н. Е. Гусляков // Мор. экол. журн. – 2006. – Т. 5, № 4. – С. 64–71.

26. **Неврова Е. Л.** Новые и редкие для Чёрного моря виды донных диатомовых (Bacillariophyta) и определение их биомассы с помощью трехмерного моделирования / **Е. Л. Неврова**, А. М. Лях // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 30–37.

27. **Неврова Е. Л.** Сравнительный анализ таксономического разнообразия диатомовых бентоса в различных регионах Чёрного моря / **Е. Л. Неврова**, А. Н. Петров // Мор. экол. журн. – 2007. – Т. 6, № 4. – С. 43–54.

28. Петров А. Н. Оценка воспроизводимости и достоверности определения видового состава диатомовых бентоса на полигоне юго-западного Крыма / А. Н. Петров, **Е. Л. Неврова** // Мор. экол. журн. – 2012. – Т. 11, № 3. – С. 79–88.

29. Петров А. Н. Прогностическая оценка видового богатства бентосных диатомовых водорослей при разных условиях обитания и количестве собранных проб / А. Н. Петров, **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 2012. – Т. 22, № 4. – С. 360–382.

30. **Неврова Е. Л.** Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в б. Севастопольская / **Е. Л. Неврова** // Мор. экол. журн. – 2013. – Т. 12, № 3. – С. 55–67.

31. **Неврова Е. Л.** Структура и таксономическое разнообразие донных диатомовых в приустьевых зонах рек Бельбек и Черная (Юго-Западный Крым, Украина) / **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 2013. – Т. 23, № 4. – С. 471 – 492.

32. **Неврова Е. Л.** Эколого-таксономическая оценка донных диатомовых в Балаклавской бухте (Юго-Западный Крым, Чёрное море) / **Е. Л. Неврова** // Альгология. – 2014. – Т. 24, № 1. – С. 47 – 66.

33. **Неврова Е. Л.** Донные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) в районе Филлофорного поля Зернова (северо-западная часть Чёрного моря): таксономическое разнообразие и структура таксоцены // Мор. экол. журн. – 2014. – Т. 13, № 3. – С. 48–57.

Сборники научных трудов:

34. Сеничкина Л. Г. Диатомовые водоросли планктона и бентоса Карадагского природного заповедника / Л. Г. Сеничкина, **Е. Л. Неврова**, И. Г. Поликарпов // Карадаг. Гидробиологические исследования : сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской биостанции и 25-летию Карадагского Природного заповедника НАН Украины. – Симферополь, 2004. – Кн. 2. – С. 248–272.

35. **Неврова Е. Л.** Оценка разнообразия диатомовых бентоса (Bacillariophyta) у побережья Карадага / **Е. Л. Неврова** // Карадаг. Гидробиологические исследования : сб. науч. тр., посвящ. 100-летию Карадагской биостанции и 35-летию Карадагского Природного заповедника. – Севастополь, 2014. (в печати).

Статьи в других изданиях:

36. Petrov A. Database on Black Sea benthic diatoms (Bacillariophyta): its use for a comparative study of diversity peculiarities under technogenic pollution impacts / A. Petrov, **Е. Nevrova** // Ocean Biodiversity Informatics : Proceed. of an Intern. Conf. on Marine Biodiversity Data Management (Hamburg, Germany, 29 Nov. – 1 Dec., 2004). – IOC Workshop Report, no. 202 ; VLIZ Special Publication, no. 37. – Paris, 2007. – P. 153–165.

37. **Nevrova E.** Structure of benthic diatoms taxocenoses in modern conditions (Crimea, the Black Sea) / **Е. Nevrova**, A. Petrov, N. Revkov // International Workshop on the Black Sea benthos (Istanbul, Turkey, 18-23 Apr., 2004). – Istanbul, 2004. – P. 218–239.

38. **Неврова Е. Л.** Разнообразие бентосных диатомовых Черного моря: анализ межрегиональных особенностей и влияния загрязнения / **Е. Л. Неврова**, А. Н. Петров // Наукові записки / Тернопіл. Держ. Пед. Ун-т. Сер.: Біологія. – 2005. – Спец. вип. “Гідроекологія”, № 4 (27). – С. 160–162.

39. Лях А. М., **Неврова Е. Л.** Пространственное распределение морфохарактеристик бентосных диатомовых водорослей по акваториям бухт Ласпи и Севастопольской (Черное море) / А. М. Лях, **Е. Л. Неврова** // Наукові записки / Тернопіл. Держ. Пед. Ун-т. Сер.: Біологія. Спец. вип. “Гідроекологія”. – 2010. – № 3 (44). – С. 146–148.

Методическое руководство

40. Nevrova E., Snigireva A., Petrov A., Kovaleva G. Guideline on Black Sea microphytobenthos study. – UNDP – EMBLAS, 2015. *in press*.

Авторское свидетельство:

41. **Неврова Е. Л.** Атлас-справочник «Black Sea Benthic Diatoms On-line Guide. Part. 1. Genus *Lyrella* N. I. Karayeva 1978» [Электронный ресурс] / **Е. Л. Неврова**, А. М. Лях, А. Витковски. – Севастополь : ИнБИОМ, 2010. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM); 12 см. – Систем. требования: ПК Pentium; Windows 98, XP. – Загл. с экрана. – № гос. регистрации 35435. Авторское свидетельство от 21.10.2010.

Образовательная программа

42. Mayama Sh., Katoh K., Omori H., Seino S., Ho L.J., Alcayaga E.A.L., Witkowski A., Julius M., Srivibool R., Muangphra P., Jahn R., Hamilton P., Kulikovskiy M., Kuznetsova I., Gao Y.H., Ector L., Balasubramanian K., Soeprbowati T.R., Barlaan E., Solak Ch., van der Wal J., Lundholm N., Economou-Amilli A., **Nevrova E.**, Kovtun O., Ferjani A. Diatom Project. International Project for Science, Environmental Education and Communication. – Tokyo Gekugei University, Tokyo, Japan, 2010. – Mode of Access : <http://www.u-gakugei.ac.jp/~diatom/en/about/index.html>

Материалы и тезисы конференций:

43. **Неврова Е. Л.** Характеристика диатомовых бентоса бухты Ласпи (Крым, Черное море) / **Е. Л. Неврова**, Н. К. Ревков // Мат. XI з'їзду Укр. Бот. Тов-ва (Харьків, Вересень 2001): Тез. докл. – Харьков, 2001. – С. 259–260.

44. Петров А. Н. Бентосные диатомовые Черного моря: региональная оценка разнообразия и его особенностей под влиянием техногенного загрязнения / А. Н. Петров, **Е. Л. Неврова** // Матер. III междунар. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии» (Харьков, 20-23 апреля 2005). – С. 109–110.

45. **Nevrova E.** Comparative evaluation of the Black Sea diatoms diversity peculiarities based on various level of taxonomic hierarchy / **E. Nevrova**, A. Petrov // First Plenary Meeting IGCP 521 “Black Sea-Mediterranean Corridor during last 30 ky: Sea level change and human adaptation” (Istanbul, Turkey, October 8-16, 2005). – P. 131–133.

46. Petrov A. Using of taxonomic distinctness indices for inter-regional assessment of the Black Sea benthic diatoms diversity / A. Petrov, **E. Nevrova** // Там же. – P. 144–146.

47. Петров А. Н. Межрегиональная оценка разнообразия диатомовых бентоса Черного моря с использованием индекса

таксономического различия / А. Н. Петров, **Е. Л. Неврова** // Матер. Междунар. науч. конф., посв. 135-летию ИнБЮМ «Проблемы биологической океанографии XXI века» (19–21 сентября 2006, г. Севастополь). – С. 78.

48. **Nevrova E.** Inter-regional assessment of the Black Sea diatoms diversity using of taxonomic distinctness indices / **E. Nevrova**, A. Petrov // XIX International Diatom Symposium (August 28 – September 3, 2006, Listvyanka, Russia. – Abstract book. – P. 112.

49. **Nevrova E.** Comparison the taxonomic diversity of benthic diatoms at three regions of South-Western Crimea (the Black Sea) / **E. Nevrova**, A. Petrov // XX International Diatom Symposium (7-13 Sept. 2008, Dubrovnik, Croatia) : Abstract Book / Eds.: N. Jasprica, A. Car, M. Čalić. – Dubrovnik, 2008. – P. 81.

50. Petrov A. N. Assessment of technogenic pollution impact on diversity of benthic diatom taxocene in Balaklava bay (SW Crimea, Black sea) / A. N. Petrov, **E. L. Nevrova** // Там же. – P. 80.

51. Лях А. М. Сравнение методов определения объемов и площадей поверхности диатомовых водорослей / А. М. Лях, Е. Л. Неврова // XI Междунар. науч. конф. диатомологов стран СНГ «Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеозоологии и биостратиграфии (Морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия)», посв. 110-летию со дня рождения В.С. Шешуковой-Порецкой (27 сентября – 2 октября 2009, Минск, Белоруссия). – Минск: Право и экономика, 2009. – С. 15–16.

52. **Nevrova E.** The Black sea benthic diatoms, development of an on-line guide. 1. Genus *Lyrella* N.I. Karajeva 1978 / **E. Nevrova**, A. Lyakh, A. Witkowski // Там же. – С. 79–81.

53. Оценка влияния техногенного загрязнения на таксоцен бентосных диатомовых Балаклавской бухты (Крым, Черное море) / А.Н. Петров, **Е.Л. Неврова**, А.В. Терлецкая, М.В. Милюкин, В.Я. Демченко // Там же. – С. 87–89.

54. *Navicula scabriuscula* (Cleve & Grove) Mereschkowsky (Bacillariophyceae) and its relationship to *Navicula sstr.* and allied Naviculoid genera / **E. Nevrova**, A. Witkowski, H. Lange-Bertalot, J.P. Kociolek // 28 International Phycological Conference “Algal Biodiversity

in Ecosystems of protected areas” (21-24 May 2009, Szczecin, Poland). – Szczecin – Cieszyño Drawskie, 2009. – P. 36.

55. The genus *Navicula* Bory in ancient basins: *Navicula pontica* stat. nov. and *Navicula parapontica* spec. nov., two misidentified taxa from the Black Sea / A. Witkowski, M. Kulikovskiy, **E. Nevrova**, H. Lange-Bertalot // Diatom Taxonomy in the 21st century in honour of Henri Van Heurck (23-26 August 2009, National Botanical Garden of Belgium, Meise, Belgium) : Programme & Abstracts / Eds. B. Van de Vijver, C. Cocquit. – Scripta Botanica Belgica, 2009, Vol. 45. – P. 80–81.

56. Current state of benthic diatoms exploration in the Black Sea: diversity, taxonomic structure and response to pollution / **E. Nevrova**, A. Petrov, A. Witkowski, M. Kulikovskiy, H. Lange-Bertalot // 5 Central European Diatom Meeting (24-27 March 2011, Szczecin, Poland). – Szczecin, 2011. – P. 89–90.

57. Petrov A. The taxonomic diversity indices of benthic diatoms at two environmentally different estuaries of SW Crimea (Black Sea) / A. Petrov, **E. Nevrova** // Там же. – P. 93–94.

58. **Nevrova E.** Benthic diatoms of the Black Sea: inter-regional analysis of diversity and taxonomic structure / **E. Nevrova** // XXII International Diatom Symposium (Ghent, 26-31 August 2012) : Oral and Poster Programme (Additional abstracts). – [Oostende], 2012. – P. 35. – (VLIZ Special Publication ; no. 58).

59. Petrov A. Prognostic estimation of benthic diatoms species richness at different environmental conditions and sampling efforts (Crimea, the Black sea) / A. Petrov, **E. Nevrova** // Там же. – P. 36.

60. **Неврова Е. Л.** Структура сообществ и таксономическое разнообразие бентосных диатомовых у побережья Крыма (Чёрное море) // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований : материалы XII Междунар. научн. конф. (24–29 августа 2013, Борок, Россия). – Кострома, 2013. – С. 63–64.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность коллегам из ИнБЮМ, Севастополь: к.б.н. А.Н. Петрову – за математическую обработку данных, многолетнее сотрудничество, поддержку и помощь в работе, к.б.н. Н.К. Ревкову – за сотрудничество и постоянную критику, к.б.н. А.М. Ляху – за совместную разработку трехмерных моделей, профессору, д.б.н. А.В. Гаевской – за редактирование рукописи и ценные советы, зав. библиотекой О.А.

Акимовой – за библиографическую помощь. Автор искренне благодарен также д.х.н. А.Н. Терлецкой с сотрудниками (ИКХХВ НАН Украины, Киев) и д.х.н. М.И. Поволоцкому с коллегами (ИОХ НАН Украины, Киев) – за химический анализ донных отложений, к.б.н. Л.В. Болговой с сотрудниками (Новороссийская биостанция РАН, Россия) – за бентосные съемки вдоль побережья Кавказа, к.б.н. М.С. Куликовскому (ИБВВ РАН, Борок, Россия) – за консультации и сотрудничество, член-корреспонденту Польской Академии наук, профессору, доктору наук А. Витковски (Университет г. Щецина, Польша) – за многолетнюю поддержку и сотрудничество, предоставленную литературу, оборудование для микрофотосъемок на СМ и консультации при идентификации видов, профессору, доктору наук Х. Ланге-Берталот и инженер-магистру М. Руппель (Университет г. Франкфурт-на-Майне, Германия) – за многолетнюю помощь, консультации по всем вопросам диатомологии и микрофотографию на СЭМ, доктору Р. Берджес и доктору К. Хо (Агентство по охране окружающей среды, Род-Айленд, США) – за сотрудничество и частичное финансирование работ по проекту (2006–2010).