

УДК 582.26:581.55 (262.5)

Н.К. РЕВКОВ, Е.Л. НЕВРОВА

Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины,

Украина, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2

## ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРЫ ТАКСОЦЕНА БЕНТОСНЫХ *BACILLARIOPHYTA* МЕТОДАМИ МНОГОМЕРНОЙ СТАТИСТИКИ (БУХТА ЛАСПИ, ЧЕРНОЕ МОРЕ, УКРАИНА)

С помощью методов многомерной статистики выполнен анализ структуры поселений донных диатомовых водорослей бухты Ласпи (Черное море, Крым). В таксоцено диатомовых выделены два комплекса: *Navicula ramosissima* Ag. + *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grun. + *Grammatophora marina* (Lyngh.) Kütz. (комплекс I) и *Tabularia tabulata* (Ag.) Snøeijis (комплекс II). Первый комплекс приурочен к выходам коренных пород прибрежной зоны (глубина 0,5 м), второй – расположен на глубине более 3 м и состоит из центрального ядра и краевой зоны. Определены виды-индикаторы и виды-дискриминаторы соответствующих комплексов. Отмечено отсутствие резких флористических границ между выделенными комплексами, а также их подразделениями и флористическое сходство станций, расположенных на сходных глубинах, но на различных типах субстратов. Относительное расположение и форма кривых доминирования-разнообразия для соответствующих диатомовых комплексов бухты Ласпи отражает наличие градиента снижения оптимальных условий обитания в направлении от центральной части акватории бухты к краевым зонам (мелководной и глубоководной). стрессовых условий обитания в направлении: комплекс I – краевая зона комплекса II – ядро комплекса II.

*Ключевые слова:* бентос, *Bacillariophyta*, структура таксоцено, многомерный анализ, Черное море.

### Введение

В предыдущем сообщении (Неврова, Ревков, 2003) подробно описаны район исследований, методики сбора и камеральной обработки альгологического материала, собранного на различных типах субстратов в акватории бухты Ласпи на глубине 0,5-52 м. Приведен список видов донных диатомовых водорослей, включающий 193 вида (208 вн. такс.), относящихся к 63 родам, 40 семействам, 22 порядкам, 5 подклассам и 3 классам. Доминировали представители класса *Bacillariophyceae* (79,8 %) – 151 вид (166 вн. такс.), принадлежащих к 1 подклассу, 9 порядкам, 23 семействам, 36 родам. Наиболее широко был представлен порядок *Naviculales* – 4 подпорядка, 10 семейств, 14 родов, 55 видов (57 вн. такс.). Обнаружено 11 редких для Черного моря видов, 25 видов, новых для Черноморского побережья Крыма и 2 вида, новых для Черного моря – *Navicula finnarchica* Cleve et Grunow и *Cocconeis britannica* Naegeli. По оценке частоты встречаемости и количественного развития выявлены наиболее массовые формы донных диатомовых. Ведущий комплекс (встречаемость более 50 %) из 15 видов и разновидностей возглавляли *Tabularia tabulata* (Ag.) Kütz., *Navicula pennata* A.S. var. *pontica* Mer. и *Amphora proteus* Greg. Наиболее массовыми видами (39 %

© Н.К. Ревков, Е.Л. Неврова, 2004

средней плотности таксоцено диатомовых) были колониальные формы *T. tabulata* и *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grun. Рассмотрена зависимость количества обнаруженных видов от глубины, имеющая куполообразный характер с максимумом в диапазоне 16-20 м; сделана прогностическая оценка общего видового богатства на исследуемом полигоне.

Цель данной работы - выяснить особенности структурной организации таксоцено бентосных диатомовых водорослей бухты Ласпи с использованием методов многомерной статистики\*.

### Материалы и методы

На основании данных, полученных на 25 станциях (рис. 1), выполнен количественный учет и таксономическое определение видов бентосных диатомовых водорослей бухты Ласпи (Неврова, Ревков, 2003). В количественный учет вошли виды (в дальнейшем мы их называем массовыми), отмеченные в камере Горяева при трехкратном просмотре хотя бы однократно. Минимальная расчетная численность вида (Владимирова, Семенов, 1962; Неврова, Гусляков, 1988) составила  $7,86 \times 10^4$  экз·см<sup>-2</sup> и была принята как базовая при выделении массовых видов. Плотность видов, не вошедших в количественный учет, но отмеченных в пробах (при полном таксономическом анализе по постоянным препаратам), условно принята равной 10 экз·см<sup>-2</sup>. Количественные показатели микроэпифитона приведены на 1 см<sup>2</sup> площади поверхности макрофитов (Миничева, 1992).

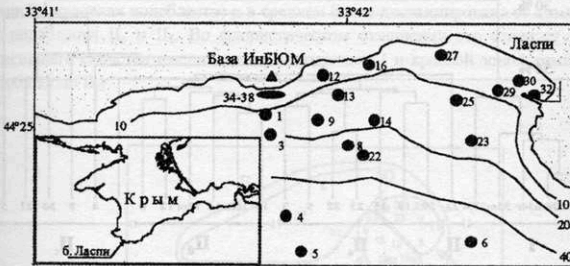


Рис. 1. Схема бентосных станций в бухте Ласпи (Черное море).

Многомерный анализ проведен по схеме, описанной Филдом и др. (Field et al., 1982). Оценка флористического сходства станций и выделение комплексов донных диатомовых водорослей выполнена методами иерархической кластеризации (программа CLUSTER) и ординации (MDS анализ = многомерное шкалирование) в пакете PRIMER (Chatfield, Collins, 1980; Carr, 1997). В исходную матрицу данных включены 124 вида и внутривидовых таксона (из общего числа 208), имеющие частоту встречаемости более 8 % (встречены на трех и более

\* О термине "таксоцен" см. в работе Chodorowski, 1960.

станциях полигона). Сходство станций оценивали по коэффициенту Брай-Куртиса (Bray-Curtis, 1957) методом групповых средних с трансформацией данных по типу присутствие-отсутствие видов.

Анализ среднего сходства внутри таксоценологических комплексов и среднего различия между комплексами, а также оценка вклада отдельных видов во внутрикомплексное сходство и в межкомплексное различие выполнены в программе SIMPER (Clarke, 1993) пакета PRIMER-4. При этом была использована логарифмически трансформированная матрица численности видов по станциям. Полученные результаты явились основанием для определения ведущих и характерных видов соответствующих комплексов таксоцено донных диатомовых водорослей бухты Ласпи.

Построение кривых доминирования-разнообразия выполнено для массовых видов бентосных диатомовых.

### Результаты и обсуждение

**Выделение таксоценологических комплексов диатомовых.** По результатам кластерного анализа все станции полигона на уровне 30 % сходства разделены на две основные пространственные группы (комплексы) (рис. 2). В комплекс I вошли 5 станций на глубине 0,5 м на скальном субстрате (34г) и талломах макрофитов (35м-38м), в комплекс II – 20 станций на рыхлых грунтах (номера станций без буквенного обозначения) и талломах макрофитов (12м, 16м) на глубине 3-52 м.

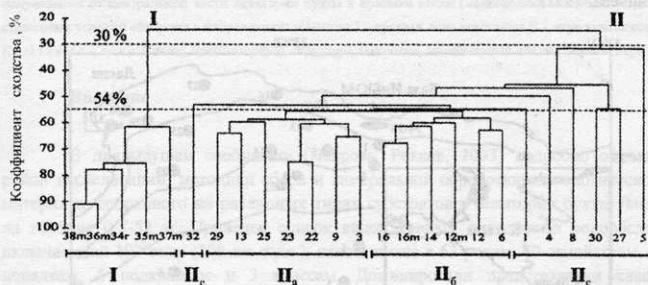


Рис. 2. Дендрограмма флористического сходства (по Брай-Куртису) бентосных станций, расположенных в бухте Ласпи (Черное море). Пунктирными линиями показаны уровни объединения станций в комплексы. Здесь и на рис. 3-4: 1-38 – номера станций (без буквенного обозначения) – на рыхлых грунтах, г – на скальном субстрате, м – на талломах макрофитов); I-II – таксоценологические комплексы (II<sub>a</sub>, II<sub>б</sub> – центральные подобласти, II<sub>с</sub> – крайняя зона комплекса).

На уровне 54 % сходства комплекс II подразделен на ядро и маргинальные станции. Под ядром мы понимаем центральный, наиболее ярко выраженный участок рассматриваемого таксоценоза, что в классической терминологии (Киселева, 1981) соответствует основной зоне распределения соответствующей группировки

бентоса. Ядро включает две подобласти ( $\Pi_a$  и  $\Pi_b$ ), расположенные в центральной части полигона на глубине 8-46 м. К маргинальным (подобласть  $\Pi_c$ ) отнесены отдельные станции, не вошедшие в ядро. Они расположены как в прибрежной (глубина 3-5, 16 м), так и в глубоководной (32-52 м) зонах бухты. Пространственно станции комплекса II охватывают практически всю ее акваторию (рис. 3).

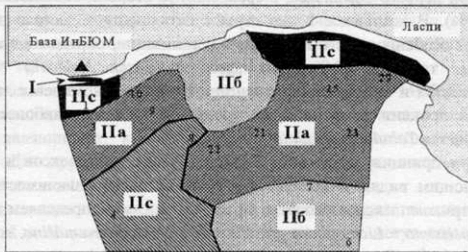


Рис. 3. Карта-схема распределения таксоценологических комплексов бентосных диатомовых водорослей в бухте Ласпи, Черное море (по результатам кластерного и ординационного анализов).

При расположении станций в ординационной плоскости (MDS анализ) мы отметили наличие двух неперекрывающихся областей (комплексы I, II) (рис. 4). Во втором комплексе подобласть  $\Pi_c$  наименее однородна (имеет высокую дисперсию станций в пределах подобласти) и в среднем более дистанцирована от комплекса I, чем подобласти  $\Pi_a$  и  $\Pi_b$ . Во флористическом отношении это означает наличие наименьшего сходства именно между комплексом I и краевой зоной комплекса II (подобластью  $\Pi_c$ ).

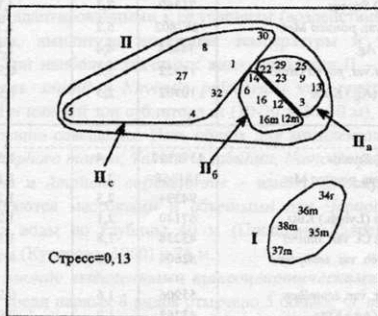


Рис. 4. Ординация станций 1-38 в бухте Ласпи (Черное море) на основе коэффициента сходства Брай-Куртиса.

По результатам группирования станций в ходе кластерного анализа и многомерного шкалирования оказалось очевидным флористическое сходство станций, расположенных в соседних точках на сходных глубинах, но на разных типах субстратов – рыхлом и растительном (12 и 12м, 16 и 16м) (см. рис. 2, 4).

**Определение таксоценологических комплексов.** Среднее сходство станций внутри первого комплекса, в сравнении со вторым, оказалось выше (62,2 против 40,3 %). В комплексе I уже первые пять видов в достаточной степени характеризуют особенности его внутренней организации, определяя в сумме 64 % сходства (см. таблицу). Ведущими здесь являются *Navicula ramosissima*, *Licmophora gracilis* и *Grammatophora marina*. Во втором комплексе аналогичный кумулятивный процент достигается на уровне 18 видов и наиболее значимым среди них является *Tabularia tabulata*.

Следуя принципу выделения биоценологических комплексов и биоценозов по доминирующим видам и используя в качестве оценки значимости видов их вклад во внутрикомплексное сходство Брэй-Куртиса, мы определяем комплекс I: *Navicula ramosissima* + *Licmophora gracilis* + *Grammatophora marina*, комплекс II – *Tabularia tabulata*. По значению функции  $\beta_i/SD(\beta_i)$  руководящие виды комплексов имеют и наиболее константные параметры развития. Это определяет их индикаторную роль внутри выделенных пространственных группировок. На роль вида-индикатора, кроме уже отмеченных ведущих, в первом комплексе может претендовать также *T. tabulata* (см. таблицу).

Т а б л и ц а. Вклад первых восьми наиболее значимых видов бентосных диатомовых в среднее сходство внутри таксоценологических комплексов I и II (бухта Ласты, Черное море)

Таксон	N	$\bar{\beta}_i$	$\bar{\beta}_i/SD(\beta_i)$	$\bar{\beta}_i\%$
<b>Комплекс I</b>				
<i>Navicula ramosissima</i> Ag.	63340	8,8	5,22	14,18
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehr.) Grun.	80680	8,8	6,14	14,11
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz.	66480	8,7	4,40	13,98
<i>Tabularia tabulata</i> (Ag.) Snoeijis	71360	7,3	4,17	11,79
<i>Navicula pennata</i> A.S. var. <i>pontica</i> Mer.	267802	6,2	1,72	10,00
<i>Licmophora abbreviata</i> Ag.	34484	4,4	1,58	7,02
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehr. var. <i>parva</i> Grun.	15952	3,1	0,93	4,91
<i>Amphora coffeaeformis</i> (Ag.) Kütz.	10902	2,5	0,95	3,96
Прочие				20,05
<b>Комплекс II</b>				
<i>Tabularia tabulata</i> (Ag.) Snoeijis	1578597	3,4	1,55	8,46
<i>Navicula pennata</i> A.S. var. <i>pontica</i> Mer.	181368	2,6	1,16	6,42
<i>Amphora proteus</i> Greg.	94394	2,3	1,29	5,69
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz.	67140	2,1	1,26	5,31
<i>Diploneis smithii</i> (Bréb.) Cl. var. <i>smithii</i>	43258	1,8	1,10	4,52
<i>Navicula palpebralis</i> Bréb. var. <i>semiplena</i> (Greg.) Cl.	82604	1,8	0,79	4,35
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehr. var. <i>scutellum</i>	55906	1,6	0,96	4,09
<i>Amphora coffeaeformis</i> (Ag.) Kütz.	43263	1,2	0,91	2,96
Прочие				58,2
Обозначения: N – численность вида, экз·см <sup>-2</sup> ; $\bar{\beta}_i$ – абсолютный и $\bar{\beta}_i\%$ – относительный вклад вида i в среднее сходство по коэффициенту Брэй-Куртиса внутри комплекса; $SD(\beta_i)$ – стандартное отклонение аргумента $\beta_i$ .				

Как было отмечено выше, в таксоценоотическом комплексе II выделены две центральные (II<sub>a</sub>, II<sub>b</sub>) и одна краевая (II<sub>c</sub>) подобласти. Первые две подобласти в классическом варианте составляют ядро комплекса II, третья – его краевую зону.

Сходство станций внутри ядра комплекса II выше, чем в целом для комплекса II, и достигает 47,45 %. Основные виды, определяющие внутрикмплексное сходство, здесь те же, что и для данного комплекса в целом, однако с переменной позиций второго и третьего видов: *Tabularia tabulata* (8,61 % совокупного вклада всех видов в сходство станций ядра комплекса II), *Amphora proteus* (7,09 %) и *Navicula pennata* var. *pontica* (6,03 %).

В подобласти II<sub>c</sub> сходство станций оценивается в 34,13 %. В тройке ее наиболее значимых видов, в сравнении с ядром, повторяется только *T. tabulata* (7,82 %), являющийся, как определено ранее, руководящим видом данного комплекса. Два других вида – *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* (8,27 %) и *Grammatophora marina* (7,82 %).

При сопоставлении списков видов-индикаторов и дискриминаторов комплексов I и II оказалось, что одни и те же виды могут совмещать в себе индикаторные и дискриминаторные функции, что само по себе указывает на их значимость. Таковыми для комплекса I в сравнении с комплексом II являются *Navicula ramosissima* и *Licmophora gracilis*. Следует отметить и саму возможность определения индикаторной роли одного и тот же вида для разных комплексов. В рассматриваемом сопоставлении таким примером является *T. tabulata* благодаря довольно высокой плотности его популяции в каждой из сравниваемых группировок при существенном различии в оцениваемых средних: 1578597 (комплекс II) против 71360 (комплекс I) экз·см<sup>2</sup>.

Полученные нами результаты по структурной организации таксоценоа донных диатомовых б. Ласпи описывают некоторый экологически значимый суммарный вектор биоценоотических адаптаций, основанный на биологических особенностях отдельных видов. Наиболее значимые виды прибрежного комплекса I – *Navicula ramosissima*, *Licmophora gracilis* и *L. abbreviata* – являются светолубивыми формами, заселяющими в массе верхнюю зону сублиторали (глубина 0–10 м) и адаптированными к ее условиям (воздействие прибой, высокий уровень инсоляции, амплитуда изменения температуры и т.п.) (Прошкина-Лавренко, 1963). Три наиболее значимых вида комплекса II – *Amphora proteus*, *Diploneis smithii* var. *smithii* и *Navicula palpebralis* var. *semiplena* – типичные обитатели средней и нижней зон сублиторали (10–20 и 20–30 м), приспособленные к пониженному уровню освещения. Пять общих для комплексов I и II видов (см. таблицу): *Grammatophora marina*, *Tabularia tabulata*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Cocconeis scutellum* и *Amphora coffeaeformis* – имеют широкую экологическую валентность и являются массовыми и обычными для Черного моря, с зоной обитания от уреза воды до глубины 40 м (Прошкина-Лавренко, 1963), 58 м (Бодяну, 1979), 60 м (Кучерова, 1960) и 75 м.

**Различие между выделенными таксоценоотическими комплексами.** В обоих комплексах среди первых 8 видов отмечено 5 общих: *G. marina*, *T. tabulata*, *N. pennata* var. *pontica*, *C. scutellum* и *A. coffeaeformis* (см. таблицу). Это указывает на относительное сходство комплексов, однако среднее различие между ними по коэффициенту сходства Брэй-Куртиса относительно высокое – 75,1 %. Среди видов, определяющих это различие, нет явных лидеров: вклад каждого из первой

десятки колеблется в пределах 1,79-2,99 % и в сумме составляет только 29,1 % совокупного вклада всех видов. В первую пятерку таких видов входят *Licmophora gracilis* (вклад в среднее различие между комплексами равен 2,99 и составляет 3,98 % совокупного вклада всех видов), *Navicula ramosissima* (2,52 и 3,35 %), *Amphora proteus* (2,41 и 3,20 %), *Licmophora abbreviata* (2,37 и 3,16 %) и *Navicula palpebralis* var. *sempilena* (2,21 и 2,94 %). Среди отмеченных выше видов наиболее высокие значения функции  $\delta_i/SD(\delta_i)$  имеет *Licmophora gracilis*, что является дополнительным основанием для определения его как вида-дискриминатора рассматриваемых комплексов. Средние значения плотности его популяции во втором и первом комплексах различаются на порядок – 8087 и 80680 экз·см<sup>-2</sup>. Относительная неоднородность комплекса II имеет высокий уровень различия между его ядром и краевой зоной – 64,36 %. Наиболее существенный вклад в него вносят такие виды, как *A. proteus* (1,93 и 3,0 %), *T. tabulata* (1,83 и 2,84 %) и *Cocconeis scutellum* var. *parva* (1,71 и 2,65 %).

Ранее отмеченная флористическая дистанцированность комплекса I и краевой зоны комплекса II (подобласть II<sub>с</sub>) (см. рис. 4) подтверждается и на уровне количественных данных. Станции комплекса I менее сходны со станциями краевой зоны (подобласть II<sub>с</sub>), чем со станциями ядра комплекса II (подобласти II<sub>а</sub> и II<sub>б</sub>): соответствующие значения различий I–II<sub>а</sub>, I–II<sub>б</sub> и I–II<sub>с</sub> по коэффициенту Брэй-Куртиса равны 77,85; 66,70 и 79,54 %.

**Ранговое распределение видов.** Одним из вариантов анализа видового разнообразия является сравнение кривых относительного обилия или доминирования–разнообразия видов. При этом учитываются два основных компонента: видовое богатство и выравниенность относительного распределения видов. Чем выше лежит кривая и чем более пологий вид она имеет, тем больше при данном числе видов общее разнообразие. В стрессовых ситуациях, независимо от того, вызваны ли они естественными причинами или антропогенным воздействием, кривая становится более крутой, что определяет возможность использования данного метода для сравнительной оценки влияния внешних воздействий на видовую структуру сообществ (Одум, 1986).

Кривая рангового распределения видов в комплексе II расположена выше, более пологая по форме и представлена большим набором видов, в сравнении с аналогичной кривой комплекса I (рис. 5, А). При детальном рассмотрении комплекса II (см. рис. 5, В) отмечается различие в кривых доминирования–разнообразия в его центральных (II<sub>а</sub>, II<sub>б</sub>) и краевой (II<sub>с</sub>) подобластях. Наблюдается также близость кривой подобласти II<sub>с</sub> к аналогичной кривой комплекса I.

Ранее было установлено, что кривая видового богатства и представленности массовых форм бентосных диатомовых бухты Ласпи имеет куполообразный характер с максимумом в диапазоне глубин 16-20 м (Неврова, Ревков, 2003). В этом отношении указанные глубины и соответствующие им участки акватории являются наиболее оптимальными зонами развития для бентосных диатомовых в сравнении с верхней сублиторалью. Именно им соответствует выделенное нами ядро таксоценотического комплекса II (средняя глубина станций данного комплекса 17 ± 6 м). Снижение видового богатства диатомовых в направлении к глубоководной и мелководной зонам бухты отражает отклонение экологических условий от условного оптимума при формировании

поселений бентосных микроводорослей и выявляется по характеру изменения кривых доминирования–разнообразия в комплексах  $\Pi_c$  и I (см. рис. 5, B).

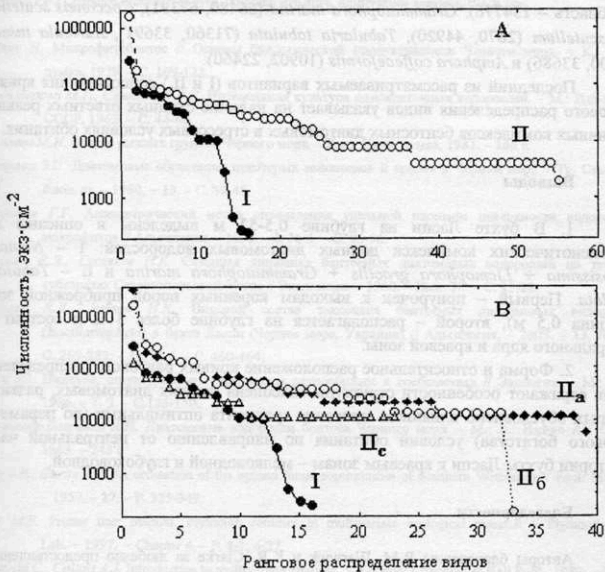


Рис. 5. Кривые рангового распределения видов в таксоцено донных диатомовых водорослей в бухте Ласпи (Черное море): А – рассмотрение таксоцено на уровне комплексов I и II; В – соотношение кривых рангового распределения видов в комплексе I, центральных подобластях ( $\Pi_a$ ,  $\Pi_c$ ) и краевой зоне ( $\Pi_b$ ) комплекса II.

По относительному положению кривых доминирования–разнообразия можно сделать вывод о некоторых сходных общих реакциях развития видов в подобластях  $\Pi_a$  и  $\Pi_b$ , а также в комплексе I и подобласти  $\Pi_c$ . Однако если в первом случае отмеченное сходство наблюдается на фоне близости флористического состава подобластей (в списках первых 16 видов 12 являются общими), то во втором случае из первых 16 видов общих только 6. В подобластях  $\Pi_a$  и  $\Pi_c$  это *Tabularia tabulata* (подобласть  $\Pi_a$  – 3122543 экз·см<sup>-2</sup>, подобласть  $\Pi_c$  – 1579717 экз·см<sup>-2</sup>), *Amphora proteus* (202229, 65603), *Navicula pennata* var. *pontica* (168473, 250768), *Navicula palpebralis* var. *semitplena* (123690, 52420), *Pleurosigma angulatum* (67463, 52503), *Navicula ramosissima* (67459, 157433), *Bacillaria paxillifera* (67374, 39820), *Amphora coffeaeformis* (56164, 52480), *Diploneis smithii* var. *smithii* (44919, 52478), *Striatella unipunctata* (33701, 39320), *Caloneis liber* (33693, 52572) и *Nitzschia*



*reversa* (33690, 39377). В комплексе I и подобласти II<sub>c</sub> такими общими видами являются: *Navicula pennata* var. *pontica* (I комплекс – 267802 экз·см<sup>2</sup>, II<sub>c</sub> подобласть – 134776), *Grammatophora marina* (66480, 67391), *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* (2870, 44920), *Tabularia tabulata* (71360, 33691), *Auricula insecta* (10000, 33686) и *Amphora coffeaeformis* (10902, 22460).

Последний из рассматриваемых вариантов (I и II<sub>c</sub>) сопоставления кривых рангового распределения видов указывает на наличие сходных ответных реакций различных комплексов бентосных диатомовых в стрессовых условиях обитания.

### Выводы

1. В бухте Ласпи на глубине 0,5-52 м выделены и описаны два таксоценологических комплекса донных диатомовых водорослей: I – *Navicula ramosissima* + *Licmophora gracilis* + *Grammatophora marina* и II – *Tabularia tabulata*. Первый – приурочен к выходам коренных пород прибрежной зоны (глубина 0,5 м), второй – располагается на глубине более 3 м и состоит из центрального ядра и краевой зоны.

2. Форма и относительное расположение кривых рангового распределения видов отражают особенности структуры таксоцено донных диатомовых, развитие которых обусловлено влиянием снижения градиента оптимальных (по параметру видового богатства) условий обитания по направлению от центральной части акватории бухты Ласпи к краевым зонам – мелководной и глубоководной.

### Благодарности

Авторы благодарны R.M. Warwick и K.R. Clarke за любезно предоставленную возможность работы в пакете программ PRIMER.

*N.K. Revkov, E.L. Nevrova*

<sup>1</sup> A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,  
National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Nakhimov Prosp., Sevastopol, 99011, Crimea, Ukraine

### STUDY OF PECULIARITIES OF TAXOCENE STRUCTURE OF BENTHIC BACILLARIOPHYTA USING METHODS OF MULTIVARIATE STATISTICS (LASPI BAY, THE BLACK SEA, UKRAINE)

Analysis of the structure of communities of benthic diatoms of Laspi Bay (the Black Sea, Crimea) has been done using methods of multivariate statistics. Two complexes of diatoms has been separated in taxocene: *Navicula ramosissima* Ag. + *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grun. + *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. (complex I) and *Tabularia tabulata* (Ag.) Snoeijis (complex II). First complex is peculiar to the basic rocks of littoral zone (depth 0.5 m), the second is located at the depth over 3 m and consists of the central main body and marginal zone. Species – indicators and discriminators of mentioned complexes are identified. It was noted that complexes I and II have no distinct floristic margins, and stations located at similar depths but different types of substrates are floristically similar. Relative disposition and shape of domination-diversity

curves of mentioned complexes of Laspi Bay reflect gradient of lowering of stress conditions of the habitat in direction: complex I – marginal zone of complex II – main body of complex II.

*Key words*: benthos, Bacillariophyta, taxocene structure, multivariate analysis, Black Sea.

- Бодяну Н. Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Черного моря. – К.: Наук. думка, 1979. – С. 109-122.
- Владимирова М.Г., Семенов В.Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 44-46.
- Киселева М.И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1981. – 166 с.
- Кучерова З.С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1960. – 13. – С. 39-48.
- Миничева Г.Г. Аллометрический метод определения удельной площади поверхности водорослей-макрофитов // Альгология. – 1992. – 2, № 4. – С. 93-96.
- Неврова Е.Л., Гусяков Н.Е. Сезонная динамика бентосных диатомовых водорослей на твердых субстратах Севастопольской бухты // Экол. моря. – 1988. – Вып. 30. – С. 25-28.
- Неврова Е.Л., Ревков Н.К. Видовой состав таксоцена бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в бухте Ласпи (Черное море, Украина) // Альгология. – 2003. – 13, № 3. – С. 269-282; – 13, № 4. – С. 460-464.
- Одум Ю. Видовое, структурное и генетическое разнообразие в сообществах // Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – С.126-150.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 243 с.
- Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. – 1957. – 27. – P. 325-349.
- Carr M.R. Primer user manual. Plymouth routines in multivariate ecological research // Plymouth Mar. Lab. – 1997. – Chapter 4. – P. 4-1; 4-27.
- Chatfield C., Collins A.J. Introduction to multivariate analysis. – London: Chapman & Hall Publ., 1980. – 329 p.
- Chodorowski A. Taxoceny wirkow (Turbellaria) i metodika ich badania // Ekol. Polska. Ser. B. – 1960. – 6, z. 2. – S. 95-114.
- Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. – 1993. – 18. – P.117-143.
- Field J.G., Clarke K.R., Warwick R.M. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1982. – 8. – P. 37-52.

Поступила 23.07.02

Подписал в печать С.И. Генкал