



DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-250915>

EDN: <https://elibrary.ru/bclsya>

УДК 582.271/275:502.7(262.5)

Научная статья

Таксономическое разнообразие и прогностическая оценка видового богатства бентосной альгофлоры верхней сублиторали черноморского побережья Крыма

А.Н. Петров*, И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская

*Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Россия, г. Севастополь,
пр. Нахимова, д. 2*

**alexpet-14@mail.ru*

Аннотация. В период полевых сборов с 2017 по 2024 гг. на 43 участках сублиторали черноморского побережья Крыма обнаружено 140 видов альгофлоры из отделов Rhodophyta (72), Chlorophyta (40) и Heterokontophyta (28). В зонах ООПТ таксономическая структура альгоценозов характеризуется наибольшей видовой насыщенностью (более 4 видов/порядок), а в районах с высокой антропогенной нагрузкой – минимальной (менее 3 видов/порядок). Расчет индексов таксономического разнообразия (AvTD и VarTD) показал, что только в районе побережья Феодосийского залива, включая антропогенно ненарушенную акваторию б. Двукорная, иерархическая структура альгоценоза выше среднеожидаемого уровня для альгофлоры сублиторали Крыма, а в архитектонике таксономического древа преобладают моно- и олиговидовые ветви, соединяющиеся в общий узел на уровне семейства или порядка. На юго-западном побережье Крыма для альгоценозов характерны отрицательные отклонения индекса AvTD от ожидаемого уровня. Видовое богатство сформировано филогенетически близкими видами, смыкающимися на уровне рода. Выделены виды с наивысшей таксономической исключительностью (*Acrosiphonia arcta*, *Zanardinia typus*, *Colaconema savianum*, *Gracilariopsis longissima* и *Peyssonnelia dubyi*), в случае элиминации которых исчезает монотаксонная ветвь, включающая несколько таксономических уровней. Результаты прогностической оценки видового богатства показали, что эстиматор Chao-2 дает наиболее близкие значения относительно мастера-листа макрофитобентоса прибрежной зоны Крыма (166 видов). Рассчитано, что в одной пробе может быть в среднем выявлено около 26% видового состава альгофлоры сублиторали Крыма, в 4 пробах – не менее 50%, а в 11 пробах – до 75% видового богатства.

Ключевые слова: макроводоросли, иерархическое разнообразие, индексы таксономической отличительности, AvTD, VarTD, ожидаемое видовое богатство, кривые накопления видов, эстиматоры, Черное море

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (проекты: № 124022400152-1, № 124022400148-4).

ORCID:А.Н. Петров, <https://orcid.org/0000-0002-0137-486X>И.К. Евстигнеева, <https://orcid.org/0000-0001-7473-251X>И.Н. Танковская, <https://orcid.org/0000-0002-4907-0179>

Для цитирования: Петров, А.Н. и др., 2026. Таксономическое разнообразие и прогностическая оценка видового богатства бентосной альгофлоры верхней сублиторали черноморского побережья Крыма. *Трансформация экосистем* 9 (4), 14–32. <https://doi.org/10.23859/estr-250915>

Поступила в редакцию: 15.09.2025

Принята к печати: 12.11.2025

Опубликована онлайн: 09.10.2026

DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-250915>EDN: <https://elibrary.ru/bclsya>

UDC 582.271/275:502.7(262.5)

Article

The taxonomic diversity and prognostic assessment of the benthic algoflora species richness in the upper sublittoral of the Crimean Black Sea coast

A.N. Petrov*, I.K. Evstigneeva, I.N. Tankovskaya

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
pr. Nakhimova 2, Sevastopol, 299011 Russia

*alexpet-14@mail.ru

Abstract. By the results of algological surveys conducted in 2017–2024 in 43 sublittoral sites along the Crimean Black Sea coast, 140 species, including Rhodophyta (72 species), Chlorophyta (40) and Heterokontophyta (28), have been identified. The highest proportion of the flora (4 species/order) is inherent to the phytocenoses in the pristine areas, while the lowest ratio (less than 3 species/order) is recorded in waters with anthropogenic impact. Analysis of taxonomic distinctness indices (AvTD and VarTD) shown that in ecologically undisturbed waters of the southeastern Crimea, the hierarchical structure of communities does exceed the expected average level for the sublittoral algoflora. The taxonomic structure is predominated by mono- and oligospecific branches converging at family or order levels. Phytocenoses of the southwestern Crimea characterized by negative deviations of AvTD values from the expected average; the hierarchical tree is formed mainly by polyspecific branches joining at genus level. The species with the highest taxonomic exclusiveness (*A. arcta*, *Z. typus*, *C. savianum*, *G. longissima* and *P. dubyi*) have been identified; such species form separated monophyletic branch up to order level. The predictive assessment of expected species richness has evidenced that Chao-2 estimator gives the closest results to the actual macrophytobenthos inventory (166 species). It is shown, that in a single randomly taken sample about 26%, and in 11 samples up to 75% of sublittoral algal flora can be revealed.

Keywords: macroalgae, hierarchical diversity, taxonomic distinctness indices, AvTD, VarTD, expected species richness, species accumulation curves, estimators, Black Sea

Funding. This work was carried out within the framework of IBSS state research assignment (projects No. 124022400152-1 and No. 124022400148-4).

ORCID:

A.N. Petrov, <https://orcid.org/0000-0002-0137-486X>

I.K. Evstigneeva, <https://orcid.org/0000-0001-7473-251X>

I.N. Tankovskaya, <https://orcid.org/0000-0002-4907-0179>

To cite this article: Petrov, A.N. et al., 2026. The taxonomic diversity and prognostic assessment of the benthic algaeflora species richness in the upper sublittoral of the Crimean Black Sea coast. *Ecosystem Transformation* 9 (4), 14–32. <https://doi.org/10.23859/estr-250915>

Received: 15.09.2025

Accepted: 12.11.2025

Published online: 09.10.2026

Введение

Сублиторальная зона моря является наиболее экологически динамичной и испытывает непосредственное воздействие всего комплекса факторов среды, влияющих на таксономический состав и структуру обитающих в ней сообществ фито- и зообентоса. В связи с увеличением антропогенной нагрузки на прибрежные акватории в условиях рекреационно-хозяйственной трансформации черноморского побережья Крыма весьма актуальны гидробиологические исследования по оценке структуры и состояния фитоценозов сублиторали с целью охраны и поддержания их биологического разнообразия, самоочистительного и биоресурсного потенциала (Pascual et al., 2016). Кроме того, получение детальной информации о видовом составе макроводорослей служит важным этапом при выработке научно обоснованных подходов к рациональному природопользованию в прибрежных районах Крыма, включая акватории особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Евстигнеева и Танковская, 2020а, б, 2024, 2025; Костенко и др., 2018; Мильчакова и др., 2015; Садогурский и др., 2022).

Структурно-функциональная организация сообществ макроводорослей достаточно чувствительно реагирует на изменение условий среды (Minicheva et al., 2020; Mouliott et al., 2005). Таким образом, сравнительная оценка их флористического состава может успешно служить мониторинговым инструментом, особенно в антропогенно трансформируемых районах побережья Западного и Южного берега Крыма.

Для изучения разных аспектов биоразнообразия альгофлоры и разработки рекомендаций по сохранению отдельных таксонов макроводорослей в современных условиях морепользования необходим анализ всей таксономической структуры фитоценозов, проводимый с использованием как традиционных флористических исследований и показателей биоразнообразия, так и современных формализованных методов. К таковым, в частности, относится сравнительная количественная оценка таксономического (иерархического) разнообразия структуры сообществ на основе индексов таксономической отличительности TaxDI (Warwick and Clarke, 1998, 2001).

С учетом вышесказанного, основной целью исследования было выявление особенностей таксономической структуры альгофлоры в различных акваториях у черноморского побережья Крыма в современных условиях рекреационно-хозяйственного освоения береговой зоны.

Задачи данного исследования включали:

- 1) оценку сходства сублиторальных акваторий в экологически различных районах побережья Крыма по видовому составу макрофитобентоса;
- 2) сравнительный анализ таксономической структуры и разнообразия сообществ макроводорослей в исследуемых районах;
- 3) прогностическую оценку ожидаемого видового богатства альгофлоры в верхней сублиторали на основе различных алгоритмов экстраполяции.

Полученные результаты будут важны при оценке таксономической емкости акваторий, включая зоны ООПТ, а также для расчета видового богатства альгоценозов при разных усилиях пробоотбора.

Материалы и методы

Альгологические исследования были проведены на различных участках черноморского побережья Крыма с 2010 по 2023 гг., преимущественно в летний сезон (июль–август) во время массовой вегетации большинства видов водорослей. Температура и соленость в исследуемых акваториях различались незначительно и в период сбора водорослей менялись в пределах 21–24 °C и 16.8–17.5‰ соответственно. Отбор проб с твердых субстратов верхней сублиторали производили на глубине 0.5–1 м в 4-кратной повторности с применением учетных площадок размером 25×25 см. Пробы отбирались в 43 локациях, которые в дальнейшем были объединены в 12 районов с учетом пространственного расположения и сходства ландшафтно-экологических условий (Горячкин и Долотов, 2019). Районы располагались вдоль побережья Крыма от Феодосийского залива до м. Тарханкут и Бакальской косы (Каркинитский залив) (Рис. 1).

Всего было собрано 160 проб макрофитобентоса. Видовой состав проб определяли в лабораторных условиях с применением микроскопа «Армед XS-90». Идентификацию видов осуществляли по определителю А.Д. Зиновой (1967) с учетом результатов последних номенклатурных ревизий (Guiry and Guiry, 2025)¹.

Прогностические расчеты и построение модельных кривых экстраполяции видового богатства были выполнены по результатам идентификации видового состава макроводорослей на основе суммирования данных по всем пробам, взятым в каждой локации. Объединение в каждом из 12 районов 3–5 смежных локаций обеспечило более полный учет таксономического состава макрофлоры.

Характеристика районов

Общая протяженность исследованной части Южного и Западного побережья Крыма составляет около 350 км. Из них 200 км от г. Феодосии до мыса Сарыч относятся к ЮБК, 75 км от бухты Ласпи до мыса Лукулл, включая бухты Балаклавская и Севастопольская – к Юго-западному Крыму и еще примерно 70 км от мыса Тарханкут до мыса Бакальская коса – к Каркинитскому заливу. У большей части исследованного побережья береговая линия слабо изрезана, но ее выравниваемость нарушается в местах формирования крупных мысов (Киик-Атлама, Плака, Мартыян, Фиолент, Херсонес и др.). В акваториях вокруг мысов от уреза до глубины 10–30 м часто присутствуют выступы дна в виде небольших скальных кряжей и нагромождения глыбовых навалов, валунов и плит из грубообломочного материала, преимущественно известняка, покрытых макроводорослями. Между мысами до глубин 10–15 м формируются гравийно-галечные пляжи, «языки» гравийных оползней и террас. На открытых пологих участках Южного и Западного Крыма береговая линия преимущественно обвально-оползневого типа, для которой характерна высокая динамичность абразионно-оползневых процессов. Во многих местах берег сложен известняками, частично перекрытыми аллювиальными глинисто-галечниковыми и песчанистыми отложениями и красно-бурыми глинами. Рельеф и динамика береговой линии на многих участках побережья Западного Крыма детерминирована вдольбереговым перемещением прибрежно-морских наносов, обусловленным ветро-волновым режимом (Горячкин и Долотов, 2019).

¹ Guiry, M.D., Guiry, G.M., 2025. AlgaeBase. Интернет-ресурс. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 24.04.2025).



Рис. 1. Карта-схема районов отбора альгологических проб в сублиторали черноморского побережья Крыма. Обозначение районов здесь и далее (в скобках указано количество локаций): А – пгт Приморское – г. Феодосия– б. Двужорная(4); В – мыс Киик-Атлама – пгт Курортное (4); D – г. Судак – пгт Малореженское (4); Е – г. Алушта – мыс Мартыян (4); F – пгт Мисхор – пгт Форос (4); G – мыс Сарыч – Батилиман (5); Н – мыс Айя – мыс Фиолент (2); V – б. Балаклавская (2); К – мыс Херсонес – б. Стрелецкая (4); S – б. Севастопольская (2); L – пгт Любимовка – мыс Лукулл (5); Т – мыс Тарханкут – Бакальская коса (3).

Статистическая обработка данных

Для оценки сходства районов по видовому составу макроводорослей, анализа иерархической структуры таксономических древ фитоценозов и прогностической оценки ожидаемого видового богатства использованы алгоритмы многомерного статистического анализа (статпакет PRIMER® 6.1.2) (Clarke and Gorley, 2006). Флористическое сходство районов оценено методами иерархической кластеризации и ординации на основе матрицы данных по видовому составу с определением уровня сходства по коэффициенту Брея-Кёртиса с расчетом средне-групповой связи (программы CLUSTER и MDS). Оценка достоверности выявленных различий между альгологическими комплексами, соответствующими каждому из кластеров, выполнена на основе алгоритма попарного сопоставления вариабельности средних значений ранговых сходств (R-статистика) (одноуровневый ANOSIM-тест) (Clarke and Gorley, 2006).

Оценка таксономического (иерархического) разнообразия структуры сообществ проведена на основе индексов таксономической отличительности TaxDI, что позволило изучить аспекты разнообразия с учетом архитектуры иерархического древа сообщества (Warwick and Clarke, 1998, 2001). Такие индексы слабо зависят от выявленного числа видов и количества проб. Это позволяет корректно оценивать локальные отличия таксономической структуры сообществ относительно ожидаемого среднего уровня, соответствующего региону в целом (в нашем случае – Крыму), используя массивы данных, полученные на основе разного количества проб и/или представленные только списками видов.

Индекс средней таксономической отличительности AvTD (Δ^+) характеризует вертикальную иерархическую «выравненность» древа сообщества, т.е. пропорциональность соотношения числа таксонов на предыдущем и последующем уровнях древа. Этот показатель рассчитывали как среднюю условную «длину пути» между каждой парой видов i и j , 1000-кратно взятых случайным образом из мастер-листа, до филогенетически общего узла на иерархическом древе фитоценоза:

$$\Delta^+ = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}}{S(S-1)/2},$$

где ω_{ij} – таксономическая «длина пути» между видами i и j ; S – число видов в фитоценозе.

Индекс вариабельности VarTD (Λ^*) отражает горизонтальную асимметричность таксономического древа относительно условного среднеожидаемого уровня, рассчитанного на основе всего списка видов альгофлоры региона, и по сути характеризует различную представленность низших таксонов в высших в пределах отдельных ветвей древа, смыкающихся на разных иерархических уровнях (семейств, порядков и др.) (Неврова и др., 2015; Warwick and Clarke, 1998). Это показатель вычисляется как дисперсия попарных «длин путей» (ω_{ij}) между парами видов i и j по отношению к их средней величине (Δ^*):

$$\Lambda^* = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}^2}{S(S-1)/2} - (\Delta^*)^2$$

Прогностические расчеты ожидаемого видового богатства в сообществах макроводорослей выполнены на основе непараметрических алгоритмов экстраполяции (в дальнейшем – эстиматоров) из групп Chao, jack-knife и bootstrap (Шитиков и др., 2010; Clarke and Gorley, 2006). Они основаны на схеме случайного перебора (ресамплинга) исходных проб с учетом 5000-кратной рандомизации подвыборки с различным количеством взятых проб (Шитиков, 2012; Foggo et al., 2003; Ugland et al., 2003). Данные алгоритмы оценки дают удовлетворительные результаты при учете небольшого числа проб и ранее были успешно применены для прогностического анализа данных по видовому составу черноморского зоо- и микрофитобентоса (Петров и Неврова, 2012, 2016; Петров, 2025).

Результаты и обсуждение

На основе результатов обработки альгологических проб, собранных в зоне верхней сублиторали побережья Крыма, сформирована матрица из 140 видов макроводорослей, среди которых 40 видов Chlorophyta, 28 – Heterokontophyta и 72 – Rhodophyta. В каждом из районов таксономическая структура альгоценозов характеризуется определенным соотношением таксонов разных рангов (пропорции флоры), что может служить дополнительной структурной характеристикой разнообразия альгофлоры разных прибрежных участков Крыма. Количественные данные для таксономических категорий макроводорослей (от видов до порядков), а также соотношение таксонов представлены в Табл. 1.

В районах К, Е, Т, В и G сообщества альгофлоры в прибрежных акваториях, расположенных преимущественно вокруг открытых мысов и в зонах ООПТ, характеризуются наибольшей видовой насыщенностью (4 и более видов на 1 порядок), а в районах А и V, подверженных значительной антропогенной нагрузке – наименьшей (менее 3 видов на 1 порядок). Результаты иерархической кластеризации и ординации показали, что по видовому составу макроводорослей 12 районов можно сгруппировать на уровне 67% сходства в четыре основных кластера (Рис. 2).

Районы с высоким уровнем антропогенной нагрузки входят в кластер I (акватория у г. Феодосии, включая порт, и Балаклавская бухта) и в кластер II (Большая Севастопольская бухта, акватория от бухты Круглая до мыса Херсонес, а также рекреационно преобразованная часть побережья г. Алушты) (Рис. 2А). В кластер III объединены районы в пределах Восточного и Южного побережий Крыма: от бухты Двукорная до Карадага, пгт Новый Свет – пгт Малореченское, а также пгт Мисхор – пгт Форос и мыс Сарыч – Батилиман. В кластер IV вошли юго-западные районы полуострова от мыса Айя до мыса Фиолент и открытое побережье Западного Крыма от пгт Любимовка до мыса Лукулл. В то же время участок северо-западного побережья Крыма от мыса Тарханкут до мыса Бакальская коса (Т) заметно отделяется на дендрограмме от остальных районов (уровень сходства менее 50%).

Результаты многомерной ординации также подтвердили пространственное сходство во взаиморасположении районов, оцененное на основе видового состава макроводорослей (Рис. 2В). Отметим, что невысокое значение функции стресса (0.13), рассчитанное на основе диаграммы Шепарда, свидетельствует о соответствии между визуальной близостью взаиморасположения групп районов на ординационной плоскости и их реальным сходством по составу альгофлоры.

Степень сходства районов по видовому составу альгофлоры (согласно коэффициенту Брея-Кёртиса) при их попарном сравнении варьирует от 63% (между кластерами I и IV) до 76% (между кластерами II и III). Наименьший уровень сходства (52–56%) характерен для видового состава в районах, входящих в любой из кластеров I–IV, по сравнению с составом макроводорослей из района Т (Крымское побережье Каркинитского залива). Данный участок побережья по температурному и соленостному режиму заметно отличается от остальных сравниваемых районов, что может сказываться на особенностях видового состава макроводорослей (Пухтыр и др., 2003).

Табл. 1. Общее количество таксонов и их соотношения на разных иерархических уровнях альгоценозов в 12 районах побережья Крыма. Здесь и далее обозначение районов как на Рис. 1.

Район	Количество таксонов				Пропорции флоры относительно числа порядков			
	Вид	Род	Семейство	Порядок	Таксоны			
					Порядок	Семейство	Род	Вид
A	41	28	20	16	1	1.3	1.8	2.6
B	67	48	28	16	1	1.8	3.0	4.2
D	61	41	26	16	1	1.6	2.6	3.8
E	77	52	29	18	1	1.6	2.9	4.3
F	67	45	28	19	1	1.5	2.4	3.5
G	68	42	25	17	1	1.5	2.5	4.0
H	57	39	24	16	1	1.5	2.4	3.6
V	43	28	20	15	1	1.3	1.9	2.9
K	77	48	29	17	1	1.7	2.8	4.5
S	70	44	31	19	1	1.6	2.3	3.7
L	56	37	24	17	1	1.4	2.2	3.3
T	71	41	26	17	1	1.5	2.4	4.2

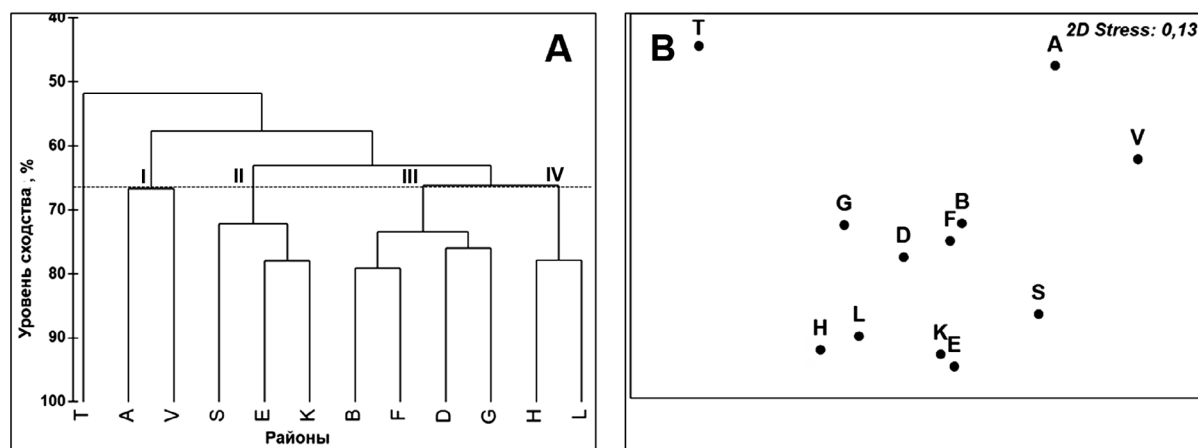


Рис. 2. Группирование районов побережья Крыма на основе сходства видового состава макроводорослей сублиторали. Пунктиром показан основной уровень объединения районов (67 %) в кластеры (I–IV) на дендрограмме (А) и в соответствующие компактные группы точек на ординационной плоскости (В).

Отличия по видовому составу между таксономическими комплексами макроводорослей, которые соответствуют каждому из кластеров, статистически достоверны: расчет степени вариабельности рангового сходства при учете всех кластеров показал значения параметра $R_{\text{global}} = 0.84$ (для уровня значимости $P < 0.001$). При попарном сопоставлении кластеров значения параметра R_{pairwise} составили $0.80...0.99$ ($P < 0.03...0.1$) (ANOSIM-тест). Эти результаты подтверждают, что в пределах каждого из исследованных районов сублиторали Крымского побережья формируются сообщества макроводорослей с определенной таксономической структурой и видовым составом. Различия состава альгофлоры в районах могут быть связаны с типом субстрата, уровнем освещенности дна при разной прозрачности водной толщи, степенью эвтрофирования и техногенного загрязнения водных масс в сублиторальной зоне (Евстигнеева и Танковская, 2020b, 2025; Неврова и др., 2015; Minicheva et al., 2020; Nevrova and Petrov, 2019).

Поскольку в нашем исследовании исходные таксономические данные использованы в виде списков видов (без учета сведений о биомассе или численности), то оценка разнообразия альгофлоры на основе традиционных индексов (Шеннона, Маргалефа, Пиелу и др.) становится невозможной. Кроме того, результаты сравнительной оценки таксономического разнообразия могут быть некорректны, если число пробоусилий в разных районах значительно различается, либо когда сравниваются сообщества со сходным уровнем видового богатства, но включающие как филогенетически близкие виды (принадлежащие к одному роду), так и относящиеся к разным семействам, порядкам и классам. В таком случае таксономические (иерархические) аспекты разнообразия могут не совпадать даже при сравнении двух сообществ с одинаковым числом видов. При этом сообщество, состоящее преимущественно из близкородственных видов, таксономически будет менее разнообразным, чем то, в котором насчитывается такое же количество видов, но филогенетически более удаленных (Неврова и др., 2015; Warwick and Clarke, 1998).

С учетом вышеотмеченных ограничений сравнительный анализ таксономического разнообразия альгофлоры в сублиторальных акваториях Крыма был выполнен с использованием TaxD индексов: средней таксономической отличительности (AvTD, Δ^+) и вариабельности (VarTD, Λ^+) (Warwick and Clarke, 2001). Общий список (мастер-лист) видов макроводорослей у Крымского побережья Черного моря, включающий 164 вида, был составлен на основе обобщения собственных данных и литературных сводок других авторов (Евстигнеева и Танковская, 2020a, b, 2024, 2025; Калугина-Гутник, 1975; Minicheva et al., 2020). Мастер-лист был агрегирован по 6 иерархическим уровням (от вида до отдела) и использован для построения графиков «вероятностных воронок», контуры которых соответствуют 95% вероятностным границам распределения точек отдельных значений Δ^+ и Λ^+ , рассчитанных на основе 1000-кратных случайных комбинаций для подмножеств из разного числа видов (Рис. 3).

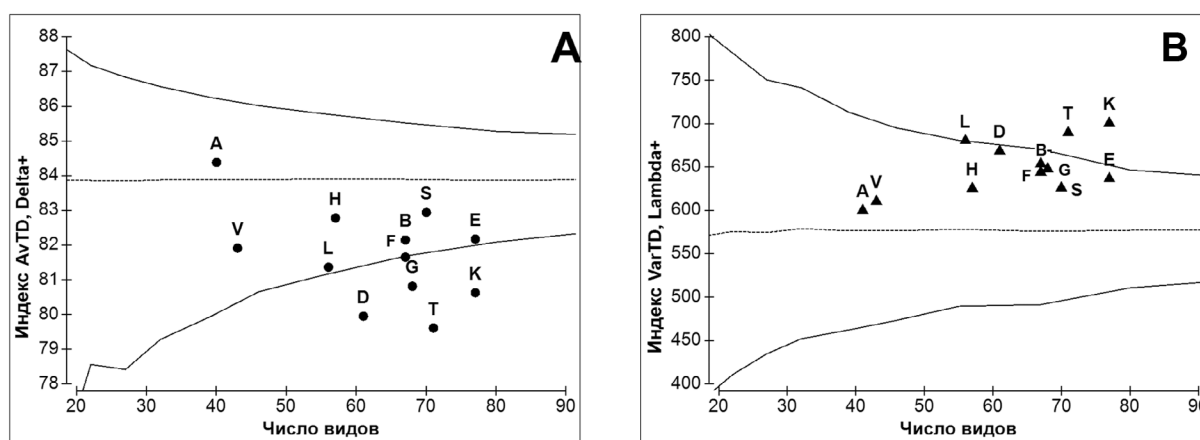


Рис. 3. Значения индекса AvTD (А) и его вариабельности VarTD (В) на графиках 95% «вероятностных воронок», соответствующих таксономическому разнообразию макрофитов в каждом из исследованных районов сублиторали. Пунктиром показаны среднеождаемые уровни AvTD (83.9) и VarTD (577), рассчитанные на основе мастер-листа альгофлоры (164 вида) черноморского побережья Крыма.

На Рис. 3А точки на графике «вероятностной воронки» отображают средние значения индекса AvTD, то есть степень выравненности распределения таксонов вдоль восходящих уровней иерархического дерева альгофлоры в каждом из районов. Рис. 3В иллюстрирует горизонтальную вариабельность (показатель VarTD) иерархической структуры фитоценоза каждого района относительно среднеождаемых значений, рассчитанных на основе списка всех видов макроводорослей у черноморского побережья Крыма (на рисунке они обозначены пунктиром).

На графике значений AvTD только точка, соответствующая району А (4 локации побережья Феодосийского залива, включая не подверженную антропогенному влиянию акваторию б. Двукорная), лежит выше среднеождаемого уровня иерархического разнообразия всей альгофлоры сублиторали Крыма (Рис. 3А). Это свидетельствует об относительном преобладании в архитектонике таксономического дерева в данном районе моно- и олиговидовых ветвей, формируемых за счет редких и не ценообразующих видов, которые иерархически смыкаются в общий узел на уровнях семейства или даже порядка. Отметим, что для сообщества макроводорослей района А соотношение вид/род и вид/семейство минимальны: 1.45 и 2.05 соответственно. Эти данные означают, что фактически каждые 3 вида агрегируются в 2 рода, а 4 вида – в 2 семейства. Для сообществ остальных районов сублиторали точки располагаются ниже среднеождаемого значения (Рис. 3А), что может указывать на снижение вертикальной выравненности и редуцирование иерархической структуры таксономических древ. Для районов Н, S и V соответствующие точки значений AvTD лежат внутри 95% вероятностного контура «воронки», что позволяет характеризовать таксономическую структуру макроводорослей как иерархически упрощенную по сравнению с уровнем, соответствующим всей альгофлоре у берегов Крыма. Для альгоценозов этих районов средние значения соотношений таксонов составляют: вид/род = 1.53, вид/семейство = 2.29.

Наибольшие отрицательные отклонения значений индекса AvTD от среднеождаемого для альгофлоры Крыма уровня отмечены для таксономической структуры сообществ в районах D, G, K и T, где соответствующие точки лежат на графике за пределами нижней границы 95% «вероятностной воронки» (Рис. 3А). Для этой группы районов показатели соотношений таксонов наиболее высоки и составляют: вид/род = 1.66; вид/семейство = 2.71. Это показывает, что видовое богатство альгофлоры сформировано преимущественно за счет филогенетически близких видов, которые в иерархической структуре таксономического дерева замыкаются на общий родовой узел. В то же время доля видов, формирующих обособленные моновидовые ветви до уровня семейства или порядка, относительно невелика, то есть изменения в видовом составе сообщества происходят в основном за счет прибавления или элиминации близкородственных видов.

Отметим, что несмотря на почти двукратное превышение абсолютного видового богатства в районах G, T и K по сравнению с районом А, иерархическое разнообразие альгофлоры в этих районах пониженное, при этом архитектура древ сообществ формируется преимущественно за счет близкородственных видов, агрегированных на уровне рода. В то же время от уровня семейств и выше агрегация таксонов почти не выражена. Так, в районе А в составе сообщества 41 вид агрегируется в 16 порядков и 4 класса, а в районах G, T и K (68–77 видов) – в 17 порядков и столько же классов. Это свидетельствует, что видовое богатство и таксономическое (иерархическое) разнообразие альгоценоза не меняются однонаправленно, отражая разные структурные аспекты разнообразия.

При исследовании распределения величин индекса вариабельности VarTD (Δ^+) было показано, что для большинства исследованных районов его значения располагаются на графике выше среднеождаемого уровня для крымской альгофлоры, но внутри 95% вероятностного контура «воронки» (Рис. 3В) (кроме значений для районов T и K, расположенных выше верхней границы контура). Высокая вариабельность иерархической структуры альгоценоза может определяться повышенным таксономическим разнообразием в экологически ненарушенных местообитаниях. В таких локациях в структуре дерева в равной степени присутствуют как моновидовые, так и поливидовые таксономические ветви, смыкающиеся на уровне рода (Евстигнеева и Танковская, 2025; Heino et al, 2007; Nevrova and Petrov, 2019). Однако повышенная вариабельность структуры (Δ^+) наряду с уменьшением значений индекса Δ^+ может характеризовать и угнетенный статус сообществ, обитающих в условиях постоянной антропогенной нагрузки (например, район K) (Евстигнеева и Танковская, 2020a; Неврова и др., 2015; Petrov et al., 2010). В целом при неблагоприятных условиях происходит элиминация части видов из поливидовых таксонов, что может приводить к изменению соотношения моно- и поливидовых ветвей в структуре дерева сообщества и повышению индекса вариабельности VarTD (Ceschia et al., 2007; Leonard et al., 2006; Mouliott et al., 2005; Xu et al., 2012).

Для исследования таксономического разнообразия и архитектоники иерархических древ альгоценозов при обитании в разных экологических условиях очень важна оценка ранга таксономической исключительности встреченных видов (Неврова и др., 2015). Если ветви родов, каждая из которых объединяет большое количество видов, агрегируются с другими подобными ветвями на уровне семейства или порядка, то виды, относящиеся к таким поливидовым родам, будут филогенетически близкими. При изменении условий обитания возможная элиминация одного или нескольких подобных видов не приводит к исчезновению на древе альгоценоза всей таксономической ветви, включающей уровни рода, семейства и т.д. При этом значения индексов Δ^+ и Λ^+ изменяются слабо, хотя общее видовое богатство альгофлоры района может и снизиться, если количество элиминированных видов будет значительным. Подобные виды с *низким рангом* таксономической исключительности преобладают в видовом составе почти любого фитоценоза.

В свою очередь виды, которые формируют монотаксонную ветвь вплоть до уровня семейства (или даже порядка), характеризуются *высоким (наивысшим) рангом* таксономической исключительности (Табл. 2, 3). В случае элиминации из состава сообщества одного или нескольких таких видов исчезает вся таксономическая ветвь (вид – род – семейство...), что может привести к заметному изменению иерархической структуры древа альгофлоры данного района и, соответственно, показателей AvTD и VarTD. Среди видов, формирующих подобные монотаксонные ветви, особенно важно учитывать редкие виды, которые встречаются лишь в отдельных районах побережья (Табл. 2). При элиминации таких видов могут происходить изменения не только показателей иерархической структуры альгоценоза отдельного района, но и архитектоники всего древа альгофлоры крымского региона. Такие представители альгофлоры требуют повышенного режима охраны и в первую очередь – сохранения их биотопов.

Среди 12 видов с наивысшим рангом таксономической исключительности особо следует отметить редкие виды *Acrosiphonia arcta*, *Zanardinia typus*, *Colaconema savianum*, *Gracilariopsis longissima* и *Peyssonnelia dubyi*, которые были встречены лишь на одном или двух локальных участках исследованного побережья Крыма.

Таким образом, индексы таксономической отличительности TaxDI позволили оценить не учитываемые ранее иерархические аспекты разнообразия альгоценозов, которые невозможно описать с помощью традиционных индексов количественного разнообразия. В частности, выделены виды с наиболее высоким рангом таксономической исключительности, формирующие на иерархическом древе альгоценозов моно- и олиготаксонные ветви до высокого уровня агрегации (порядок). Сохранение подобных видов, особенно встречающихся лишь в отдельных биотопах, исключительно важно для поддержания генетического пула бентосной альгофлоры в прибрежных акваториях, принадлежащих к ООПТ или подверженных значительному антропогенному воздействию.

Прогностическая оценка видового богатства макроводорослей в верхней сублиторали побережья Крыма

При изучении регионального разнообразия альгофлоры и оценке полноты ее таксономической изученности определение полного видового богатства является одной из основных задач. Однако в большинстве исследований выводы о количестве видов и разнообразии фитоценозов в пределах определенного района зачастую делаются на основе сбора и обработки сравнительно небольшого числа проб (как правило, не более 10–20) (Bevilacqua et al., 2018; Minicheva et al., 2020; Ugland et al., 2003). При ограниченном объеме пробоуслуг выявить полный видовой состав едва ли возможно, поэтому расчетно-ожидаемый уровень видового богатства S_{exp} оценивают с помощью прогностических алгоритмов экстраполяции (эстиматоров) из групп Chao, jackknife, bootstrap и др. Данные алгоритмы основаны на определении среднеожидаемого числа видов при генерации большого количества псевдовыборок из разного количества проб (метод рандомизации) (Петров и Неврова, 2012; Шитиков, 2012; Шитиков и др., 2010; Bevilacqua et al., 2018). При этом в зависимости от применяемого эстиматора результаты расчетов S_{exp} могут отличаться между собой на 20–40% (Петров и Неврова, 2016; Beguinot, 2016; Cam et al., 2002; Foggo et al., 2003).

На основе обработки всех проб, отобранных в 43 прибрежных локациях, нами построена модельная кривая (кумулята) накопления выявляемых видов (S_{obs}) с увеличением числа пробоуслуг (Рис. 4). Можно видеть, что даже при учете всех фактически выявленных видов (S_{obs}) эмпирическая кумулята не выходит на горизонтальный уровень (асимптоту), соответствующий условно полному видовому богатству водорослей в регионе. При этом с увеличением числа случайно учитываемых проб уменьшается диапазон вариативности выявленного количества видов относи-

Табл. 2. Виды макроводорослей сублиторали Крыма с высоким рангом таксономической исключительности, формирующие моновидовые ветви до уровня семейств.

Вид	Порядок	Класс	Район
<i>Blidingia minima</i> (Näg. ex Kütz.) Kylin	Ulvales	Ulvophyceae	S
<i>Phaeophila dendroides</i> (P. Crouan et H. Crouan) Batters			T
<i>Codium vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje	Bryopsidales		B, D
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C. Agardh			Все, кроме V
<i>Halopteris scoparia</i> (L.) Sauvageau	Sphacelariales	Phaeophyceae	E, H, K
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh			Все
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngb.) Link	Ectocarpales		B, E, G, K, S
<i>Pterocladiaella capillacea</i> (S.G. Gmelin) Santelices et Hommersand	Gelidiales		B
<i>Lithophyllum cystoseirae</i> (Hauck) Heydrich	Corallinales	Florideophyceae	D
<i>Rhodochorton purpureum</i> (Light.) Rosenv.	Acrochaetiales		E, K, S
<i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardiss.	Ceramiales		Все, кроме A

Табл. 3. Виды макроводорослей сублиторали Крыма с наивысшим рангом таксономической исключительности, формирующие монотаксонные ветви до уровня порядка и смыкающиеся в общий узел только на уровне класса.

Вид	Класс	Район
<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillw.) Gain	Ulvophyceae	A, F
<i>Ulothrix implexa</i> (Kütz.) Kütz.		E, H, K, S, L
<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanard.	Phaeophyceae	B, E, F, S, L
<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P.C. Silva		S; L
<i>Colaconema savianum</i> (Menegh.) R. Nielsen		G, T
<i>Dermocorynus dichotomus</i> (J. Agardh) Gargiulo, M. Morabito et Manghisi		B, D, F, G, V, K, S, L
<i>Gracilariopsis longissima</i> (S.G. Gmelin) Steentoft, L.M. Irvine et Farnham		D, K
<i>Lomentaria clavellosa</i> P.H. Crouan	Florideophyceae	A, E, F, H, V, K, S
<i>Nemalion elminthoides</i> (Vellay) Batters		B, E, F, G
<i>Peyssonnelia dubyi</i> P.H. Crouan		G, T
<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon		A, B, D, E, F, G, H, L, T
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.) J. Agardh	Compsopogonophyceae	A, B, D, E, F, G, H, V, K, S, L

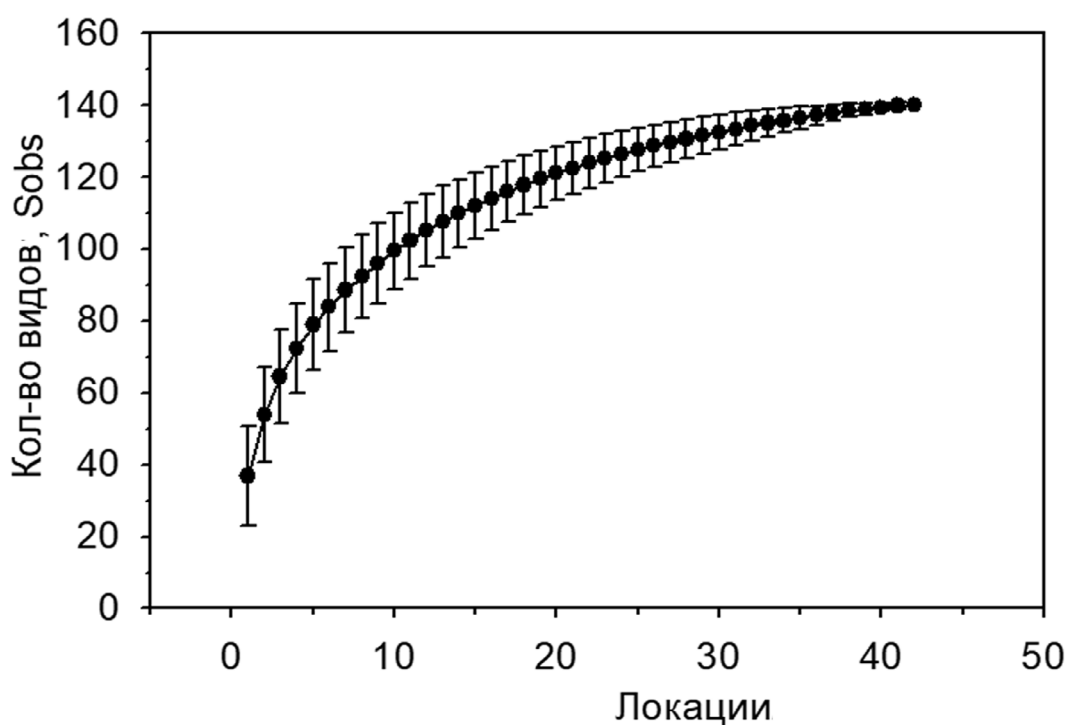


Рис. 4. Кумулятивная кривая зависимости накопления количества выявленных видов (S_{obs}) макрофитов с увеличением пробоусилий (N) для 43 локаций вдоль побережья Крыма. Кривая с высокой надежностью описывается лог-уравнением $S_{obs} = 29.10 \cdot \ln(N) + 33.11$; $R^2 = 0.999$. На графике указаны доверительные интервалы ($p = 0.05$) изменения медианных значений количества видов при разном числе проб.

тельно среднего значения. В подобных расчетах важным методическим результатом служит определение доли видов, которые можно выявить на полигоне при разном объеме пробоусилий. Так, в нашем исследовании при случайном отборе одной пробы доля выявленных видов составляет около 26% видового богатства макроводорослей, полученного на основе анализа видового состава во всех 43 локациях, но при этом вариативность этого показателя весьма высока и составляет 38%. На практике это означает, что в одной случайно взятой пробе может быть обнаружено от 23 до 50 видов (в среднем 37 ± 14). В четырех случайных пробах можно обнаружить около 50% выявленного видового богатства (в среднем 72 ± 12 вида). В выборках из 10–11 проб может быть встречено около 75% регионального видового богатства макрофитобентоса сублиторальной зоны (Табл. 4).

Расчеты на основе уравнения эмпирической кумуляты (Рис. 4) показали, что при учете 50 проб видовое богатство будет составлять около 147 видов, для 70 проб – 157 видов и около 164 видов – при учете 90 и более проб. В последнем случае уровень видового богатства наиболее полно соответствует списку (мастер-листу) из 165 видов, составленному по обширным компиляционным результатам собственных данных и других авторов (Евстигнеева и Танковская, 2020а, b, 2024, 2025; Калугина-Гутник, 1975; Minicheva et al., 2020). Понятно, что столь высокое число проб на практике едва ли возможно отобрать и обработать. Тем не менее, уровень видового богатства бентосной флоры (140 видов), выявленный в нашем исследовании, составляет около 86% от полного регионального списка видов.

Расчеты ожидаемого видового богатства (S_{exp}) макроводорослей в сублиторали у берегов Крыма на основе нескольких алгоритмов экстраполяции показали, что при учете не менее 40 проб эстиматор jackknife-2 выдает наиболее завышенные результаты S_{exp} (около 173 видов), а bootstrap (152 вида) и Chao-2 (159 видов) – заниженные относительно мастер-листа (Рис. 5). Можно видеть, что кумуляты, соответствующие Chao-2 и jackknife-2, в верхней части рандомизированного ряда числа пробоусилий показывают слабый прирост, приближаясь к горизонтальным асимптотам на уровне 160–170 видов. Это свидетельствует о том, что реально обнаруженное в сублиторали Крыма число видов альгофлоры (165), включенное в мастер-лист, близко к теоретически среднеожидаемому верхнему уровню видового богатства, полученному и по результатам расчетов алгоритмов экстраполяции. Однако по эстиматору bootstrap кривая S_{exp} не сближается с

Табл. 4. Среднее число видов (S_{obs}), выявленное при разных рандомизированных объемах пробоуслий, и изменения относительного количества видов (% от регионального видового богатства альгофлоры).

Число локаций	Среднее число видов, $S_{obs} \pm \sigma_x$	Коэффициент вариации C_v , %	Доля видов, % от S_{obs}
1	37 $\pm$ 14	38	26
3	64 $\pm$ 13	20	46
4	72 $\pm$ 12	17	52
5	79 $\pm$ 11	15	56
7	89 $\pm$ 11	13	64
10	100 $\pm$ 10	10	72
12	106 $\pm$ 10	9	76
15	112 $\pm$ 9	8	80
20	121 $\pm$ 7	6	87
30	133 $\pm$ 4	3	95
40	139 $\pm$ 1	<1	99
43	140 $\pm$ 1	<1	100

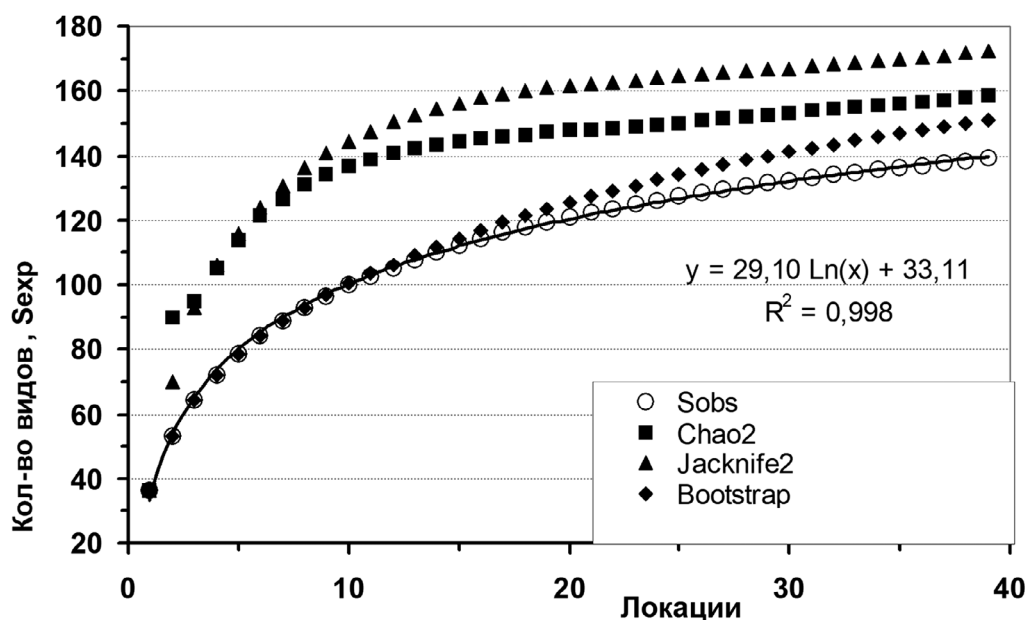


Рис. 5. Кумулятивные кривые ожидаемого числа видов (S_{exp}) макрофитов в сублиторали у побережья Крыма, построенные на основе 3 эstimаторов (Chao-2, jackknife-2 и bootstrap). Для сравнения также приведена кумулята накопления фактического видового богатства (S_{obs}) при анализе проб в 43 локациях.

горизонтальной асимптотой, что может указывать на недоизученность видового состава макроводорослей, с учетом низкой встречаемости наиболее редких видов.

Заметим, что приведенные результаты предполагают теоретически равновероятную встречаемость любого из видов в каждой из взятых проб (модель Холдриджа). Практически же учет массовых видов может быть выполнен и на основе анализа меньшего числа проб, чем показывают результаты прогностических расчетов. Однако для выявления редких и уникальных видов, отмеченных только в отдельных пробах, необходимое число пробоуслий должно значительно превышать средний оценочный уровень, поскольку величина S_{exp} определяется на основе перебора случайных псевдовыборок с разным числом проб и моделирования суммарных потерь при последовательном изъятии из списков уникальных видов (Шитиков и др., 2010). При значительной доле таких видов в сообществе и с увеличением пробоуслий кривая, соответствующая эстиматору jackknife, будет возрастать круче, что может определить и более высокий расчетный уровень S_{exp} (Beguinot, 2016; Bevilacqua et al., 2018; Cam et al., 2002; Zou and Axmacher, 2021).

Таким образом, результаты расчетно-прогностической оценки позволяют не только оценить ожидаемый уровень видового богатства альгофлоры при разном количестве проб, но и оптимизировать объем пробоуслий в ходе планируемых гидробиотических съемок, когда при ограниченном числе взятых проб удастся выявить наибольшую долю видов от всего видового богатства макроводорослей, обитающих в исследуемом районе.

Заключение

В результате альгологических исследований в 12 районах черноморского побережья Крыма на 43 участках верхней сублиторали обнаружено 140 видов макроводорослей (72 вида Rhodophyta, 40 – Chlorophyta, 28 – Heterokontophyta). В каждом из районов видовое богатство составляет от 41 до 77 видов, а таксономическая структура альгоценозов характеризуется определенным количественным соотношением таксонов разного ранга. Наибольшей видовой насыщенностью (более 4 видов на 1 порядок) отличаются сообщества в прибрежных акваториях, расположенных вокруг открытых мысов и в зонах ООПТ, а наименьшей (менее 3 видов на 1 порядок) – преимущественно в районах с высокой антропогенной нагрузкой (бухты, портовые акватории, участки открытого побережья с интенсивным рекреационно-хозяйственным освоением).

Сравнительный анализ показателей таксономического (иерархического) разнообразия (индексы AvTD и VarTD) показал, что только в районе побережья у г. Феодосии (включая акваторию б. Двукорная, на протяжении десятилетий выведенную из рекреационного освоения и практически не подверженную антропогенному влиянию) (район А) иерархическое разнообразие альгоценозов превышает среднеожидаемый уровень для всей альгофлоры сублиторали у берегов Крыма (индекс AvTD). В архитектонике таксономического древа преобладают моно- и олиговидовые ветви, смыкающиеся в общий узел на уровне семейства или порядка, что определяет минимальные значения соотношения вид/род (1.45) и вид/семейство (2.05). В то же время для районов D, G, T и K получены наибольшие отрицательные отклонения значений индекса AvTD от среднеожидаемого уровня для альгофлоры Крыма. Для этих районов соотношения таксонов вид/род и вид/семейство составляют 1.66 и 2.71 соответственно, а видовое богатство альгоценозов сформировано преимущественно за счет филогенетически близких видов макроводорослей, замыкающихся в структуре древа на общий родовой узел.

Характер разветвленности таксономических древ альгоценозов в разных районах побережья Крыма позволил выделить виды с наивысшим рангом таксономической исключительности. Элиминация таких видов приводит к исключению из таксономической структуры сообщества целой монотаксонной ветви, включающей несколько уровней (род, семейство, порядок). Последствием таких изменений структуры сообщества может стать трансформация архитектоники всего таксономического древа альгофлоры крымского региона, что определяет необходимость усиления охраны подобных видов, которые встречаются лишь в отдельных биотопах.

Прогностическая оценка верхнего уровня ожидаемого видового богатства (S_{exp}) макроводорослей региона показала, что при учете проб из 40–43 локаций эстиматор jackknife-2 дает наиболее высокие результаты (173 видов), а bootstrap – наименьшие (152 вида). Эстиматор Chao-2 дает оценку около 159 видов, что сходно с фактически выявленным видовым богатством (165–166 видов) макрофитобентоса в прибрежной зоне Крыма.

На основе эмпирической лог-модели приращения числа видов с увеличением числа пробоуслий рассчитано, что в одной случайным образом взятой пробе доля видов может составлять примерно 26% видового богатства макроводорослей, установленного при анализе не менее

40 проб (при допущении равновероятностной встречи в пробе любого из видов). При случайном отборе четырех проб можно выявить не менее 50% видового богатства (72 вида). В рандомизированных выборках по 10–11 проб можно обнаружить до 105 видов, что составляет около 75% видового богатства макроводорослей в верхней сублиторали у берегов Крыма.

Полученные результаты важны при определении таксономической емкости акваторий, включая зоны ООПТ, а также для прогностической оценки видового богатства альгоценозов с учетом оптимизации усилий пробоотбора и степени возможного недоучета числа редких видов в ходе гидробиотических съемок.

Список литературы

- Горячкин, Ю.Н., Долотов, В.В., 2019. Морские берега Крыма. ООО «Колорит», Севастополь, Россия, 256 с.
- Евстигнеева, И.К., Танковская, И.Н., 2020а. Макрофлора прибрежной акватории западной части Гераклейского полуострова и ее внутригодовая динамика (мыс Херсонес, Черное море). *Вопросы современной альгологии* 1 (22), 39–55. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1\(22\)-39-55](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1(22)-39-55)
- Евстигнеева, И.К., Танковская, И.Н., 2020b. Макрофитобентос и макрофитоперифитон приоритетной территории «Форос – Алушта» и прилегающей акватории (Черное море). *Экосистемы* 21 (51), 45–58.
- Евстигнеева, И.К., Танковская, И.Н., 2024. Макроводоросли некоторых районов юго-восточного побережья Крыма: флористическое и экологическое разнообразие. *Биоразнообразие и устойчивое развитие* 9 (1), 3–20. <https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.1.01>
- Евстигнеева, И.К., Танковская, И.Н., 2025. Состав и структура бентосной макрофлоры охраняемых акваторий (Крым, Черное море). *Фиторазнообразие Восточной Европы* 19 (3), 76–93. <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2025-19-3-76-93>
- Зинова, А.Д., 1967. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. Наука, Москва – Ленинград, СССР, 397 с.
- Калугина-Гутник, А.А., 1975. Фитобентос Черного моря. Наукова думка, Киев, СССР, 248 с.
- Костенко, Н.С., Евстигнеева, И.К., Танковская, И.Н., 2018. Фитобентос. В: Костенко, Н.С. (ред.), *Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма*. ИТ «АРИАЛ», Симферополь, Россия, 172–233.
- Милячакова, Н.А., Александров, В.В., Бондарева, Л.В., Панкеева, Т.В., Чернышёва, Е.Б., 2015. Морские охраняемые акватории Крыма. Научный справочник. Н. Оріанда, Симферополь, Россия, 312 с.
- Неврова, Е.Л., Снигирева, А.А., Петров, А.Н., Ковалева, Г.В., 2015. Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды. Н. Оріанда, Симферополь, Россия, 175 с.
- Петров, А.Н., 2025. Новый метод практической оценки полноты учета видового богатства макробентоса при разном объеме пробоусилий. *Водные биоресурсы и среда обитания* 8 (1), 55–69. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2025_8_1_55
- Петров, А.Н., Неврова, Е.Л., 2012. Прогностическая оценка видового богатства бентосных диатомовых водорослей. *Альгология* 22 (4), 360–382.
- Петров, А.Н., Неврова, Е.Л., 2016. Оценка видового богатства различных групп бентоса при разных уровнях загрязнения биотопов и усилиях пробоотбора. В: Гаевская, А.В. и др. (ред.), *Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Том 2. ЭКОСИ-Гидрофизика*, Севастополь, Россия, 385–389.

- Пухтяр, Л.Д., Ильин, Ю.П., Белокопытов, В.Н., 2003. Сезонная и пространственная изменчивость термохалинной структуры вод Каркинитского залива. *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* 8, 48–63.
- Садогурский, С.Е., Евстигнеева, И.К., Белич, Т.В., Танковская, И.Н., Садогурская, С.А., 2022. Ревизия макрофитобентоса заповедного территориально-аквального комплекса Бакальской косы (Чёрное море). *Морской биологический журнал* 7 (2), 72–87. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.06>
- Шитиков, В.К., 2012. Использование рандомизации и бутстрепа при обработке результатов экологических наблюдений. *Принципы экологии* 1 (1), 4–24.
- Шитиков, В.К., Зинченко, Т.Д., Авросимова, Е.В., 2010. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса. *Журнал общей биологии* 71 (3), 256–267.
- Beguinot, J., 2016. Basic theoretical arguments advocating Jackknife as usually being the most appropriate nonparametric estimator of total species richness. *Annual Research & Review in Biology* 10 (1), 1–12.
- Bevilacqua, S., Ugland, K., Plicanti, A., Scuderi, D., Terlizzi, A., 2018. An approach based on the total-species accumulation curve and higher taxon richness to estimate realistic upper limits in regional species richness. *Ecology & Evolution* 8, 405–415. <https://doi.org/10.1002/ece3.3570>
- Cam, E., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E., 2002. On the estimation of species richness based on accumulation of previously unrecorded species. *Ecography* 25, 102–108.
- Ceschia, C., Falace, A., Warwick, R., 2007. Biodiversity evaluation of the macroalgal flora of the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea) using taxonomic distinctness indices. *Hydrobiologia* 580 (1), 43–56. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-0466-8>
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. PRIMER v6: User Manual. Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 126 p.
- Foggo, A., Attrill, M.J., Frost, M.T., Rowden, A.A., 2003. Estimating marine species richness: An evaluation of six extrapolative techniques. *Marine Ecology Progress Series* 248, 15–26.
- Heino, J., Mykra, H., Hamalainen, H., Aroviita, J., Muotka, T., 2007. Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 52 (9), 1846–1861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01801.x>
- Leonard, D., Clarke, K., Somerfeld, P., Warwick, R., 2006. The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessment. *Journal of Environmental Management* 78 (1), 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.04.008>
- Minicheva, G., Afanasyev, D., Kurakin, A., 2020. Black Sea monitoring guidelines. Macrophytobenthos. Seredniak T.K., Dnipro, 81 p.
- Mouliott, D., Gaillard, S., Aliaume, C., Veriaque, M., Belsher, T., Troussellier, M., Chi, T., 2005. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environmental based on macrophyte communities. *Ecological Indicators* 5 (1), 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2004.04.004>
- Nevrova, E.L., Petrov, A.N., 2019. Assessment of benthic diatoms taxonomic diversity at coastal biotopes with different anthropogenic impact (Crimea, the Black Sea). *Turkish Journal of Botany* 43 (5), 608–618. <https://doi.org/10.3906/bot-1903-43>
- Pascual, M., Rossetto, M., Ojea, E., Milchakova, N., Giakoumi, S. et al., 2016. Socioeconomic impacts of marine protected areas in the Mediterranean and Black seas. *Ocean & Coastal Management* 133, 1–10.

- Petrov, A.N., Nevrova, E.L., Terletskaya, A.V., Milyukin, M.V., Demchenko, V.Ya., 2010. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava Bay, Black Sea). *Polish Botanical Journal* **55** (1), 183–197.
- Ugland, K.I., Gray, J.S., Ellingsen, K.E., 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* **72**, 888–897.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology* **35**, 532–543.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **39**, 207–231.
- Xu, G., He, C., Xu, H., Huang, Y., Sun, H., 2012. Application of taxonomic distinctness indices of littoral maroinvertebrate communities for assessing long-term variation in ecological quality status of intertidal ecosystems, northern China. *Environmental Science Pollution Research* **19**, 3859–3867. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1017-7>
- Zou, Y., Axmacher, J.C., 2021. Estimating the number of species shared by incompletely sampled communities. *Ecography* **44**, 1098–1108.

References

- Beguinot, J., 2016. Basic theoretical arguments advocating Jackknife as usually being the most appropriate nonparametric estimator of total species richness. *Annual Research & Review in Biology* **10** (1), 1–12.
- Bevilacqua, S., Ugland, K., Plicanti, A., Scuderi, D., Terlizzi, A., 2018. An approach based on the total-species accumulation curve and higher taxon richness to estimate realistic upper limits in regional species richness. *Ecology & Evolution* **8**, 405–415. <https://doi.org/10.1002/ece3.3570>
- Cam, E., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E., 2002. On the estimation of species richness based on accumulation of previously unrecorded species. *Ecography* **25**, 102–108.
- Ceschia, C., Falace, A., Warwick, R., 2007. Biodiversity evaluation of the macroalgal flora of the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea) using taxonomic distinctness indices. *Hydrobiologia* **580** (1), 43–56. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-0466-8>
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. PRIMER v6: User Manual. Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 126 p.
- Evstigneeva, I.K., Tankovskaya, I.N., 2020a. Makroflora pribrezhnoi akvatorii zapadnoi chasti Gerakleiskogo poluostrova i ee vnutrigodovaya dinamika (mys Khersones, Chernoe more) [Macroflora of the coastal waters of the western part of the Heracleean Peninsula and its intra-annual dynamics (Cape Chersonesus, Black Sea)]. *Voprosy sovremennoi al'gologii [Issues of Modern Algology]* **1** (22), 39–55. (In Russian). [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1\(22\)-39-55](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1(22)-39-55)
- Evstigneeva, I.K., Tankovskaya, I.N., 2020b. Makrofitobentos i makrofitoperifiton prioritetnoi territorii «Foros – Alushta» i prilegayushchei akvatorii (Chernoe more) [Macrophytobenthos and macrophytoperiphyton of the priority territory "Foros – Alushta" and adjacent waters (Black Sea)]. *Ekosistemy [Ecosystems]* **21** (51), 45–58. (In Russian).
- Evstigneeva, I.K., Tankovskaya, I.N., 2024. Makrovodorosli nekotorykh raionov yugo-vostochnogo poberezh'ya Kryma: floristicheskoe i ekologicheskoe raznoobrazie [Macroalgae of some areas of the south-eastern coast of Crimea: floristic and ecological diversity]. *Bioraznoobrazie i ustojchivoe razvitie [Biodiversity and Sustainable Development]* **9** (1), 3–20. (In Russian). <https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.1.01>

- Evstigneeva, I.K., Tankovskaya, I.N., 2025. Sostav i struktura bentosnoi makroflory ohranyaemykh akvatorii (Krym, Chernoe more [Composition and structure of benthic macroflora of protected water areas (Crimea, Black Sea)]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy [Phytodiversity of Eastern Europe]* **19** (3), 76–93. (In Russian). <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2025-19-3-76-93>
- Foggo, A., Attrill, M.J., Frost, M.T., Rowden, A.A., 2003. Estimating marine species richness: An evaluation of six extrapolative techniques. *Marine Ecology Progress Series* **248**, 15–26.
- Goryachkin, Yu.N., Dolotov, V.V., 2019. Morskie berega Kryma [Sea shores of Crimea]. Kolorit, Sevastopol, Russia, 256 p. (In Russian).
- Heino, J., Mykra, H., Hamalainen, H., Aroviita, J., Muotka, T., 2007. Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology* **52** (9), 1846–1861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01801.x>
- Kalugina-Gutnik, A.A., 1975. Fitobentos Chernogo moria [Phytobenthos of the Black Sea]. Naukova dumka, Kiev, USSR, 248 p. (In Russian).
- Kostenko, N.S., Evstigneeva, I.K., Tankovskaya, I.N., 2018. Fitobentos [Phytobenthos]. In: Kostenko, N.S. (ed.), *Biologiya Chernogo moria u beregov Yugo-Vostochnogo Kryma [Biology of the Black Sea and coast of South-Eastern Crimea]*. IT «ARIAL», Simferopol', Russia, 172–233. (In Russian).
- Leonard, D., Clarke, K., Somerfeld, P., Warwick, R., 2006. The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessment. *Journal of Environmental Management* **78** (1), 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.04.008>
- Mil'chakova, N.A., Aleksandrov, V.V., Bondareva, L.V., Pankeeva, T.V., Chernyshyova, E.B., 2015. Morskie ohranyaemye akvatorii Kryma. Nauchnij spravochnik [Marine protected water areas of Crimea. Scientific manual]. N. Oreanda, Simferopol', Russia, 312 p. (In Russian).
- Minicheva, G., Afanasyev, D., Kurakin, A., 2020. Black Sea monitoring guidelines. Macrophytobenthos. Seredniak T.K., Dnipro, 81 p.
- Mouliott, D., Gaillard, S., Aliaume, C., Veriaque, M., Belsher, T., Troussellier, M., Chi, T., 2005. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environmental based on macrophyte communities. *Ecological Indicators* **5** (1), 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2004.04.004>
- Nevrova, E.L., Petrov, A.N., 2019. Assessment of benthic diatoms taxonomic diversity at coastal biotopes with different anthropogenic impact (Crimea, the Black Sea). *Turkish Journal of Botany* **43** (5), 608–618. <https://doi.org/10.3906/bot-1903-43>
- Nevrova, E.L., Snigireva, A.A., Petrov, A.N., Kovaleva, G.V., 2015. Rukovodstvo po izucheniyu morskogo mikrofitobentosa i ego primeneniyu dlya kontrolya kachestva sredy [Guidelines for quality control of the Black Sea. Microphytobenthos]. N. Orianda, Simferopol, Russia, 175 p. (In Russian).
- Pascual, M., Rossetto, M., Ojea, E., Milchakova, N., Giakoumi, S. et al., 2016. Socioeconomic impacts of marine protected areas in the Mediterranean and Black seas. *Ocean & Coastal Management* **133**, 1–10.
- Petrov, A.N., 2025. Novyi metod prakticheskoi otsenki polnoty ucheta vidovogo bogatstva makrobentosa pri raznom ob'eme probousilii [New method for practical assessment of the completeness of macrobenthos species richness estimation at different sampling efforts]. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya [Aquatic Bioresources & Environment]* **8** (1), 55–69. (In Russian). https://doi.org/10.47921/2619-1024_2025_8_1_55

- Petrov, A.N., Nevrova, E.L., 2012. Prognosticheskaya otsenka vidovogo bogatstva bentosnykh diatomovykh vodoroslei [Prognostic estimation of species richness of benthic diatoms]. *Al'gologiya [Algology]* **22** (4), 360–382. (In Russian).
- Petrov, A.N., Nevrova, E.L., 2016. Otsenka vidovogo bogatstva razlichnykh grupp bentosa pri raznykh urovnyakh zagryazneniya biotopov i usiliyakh probotbora [Species richness estimation of benthos assemblages at different sediment pollution level and sampling efforts]. In: Gaevskaya, A.V. et al. (eds.), *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy. T. 2. [Marine Biological Studies: achievements and prospective studies. Vol. 2]*. EKOSI-Gidrofizika, Sevastopol', Russia, 385–389. (In Russian).
- Petrov, A.N., Nevrova, E.L., Terletskaya, A.V., Milyukin, M.V., Demchenko, V.Ya., 2010. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava Bay, Black Sea). *Polish Botanical Journal* **55** (1), 183–197.
- Puhtyar, L.D., Il'in, Yu.P., Belokopytov, V.N., 2003. Sezonnaya i prostranstvennaya izmenchivost' termohalinnoi struktury vod Karkinit'skogo zaliva [Seasonal and spatial variability of the thermohaline structure of the waters of the Karkinit'sky Gulf]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoj i shel'fovoj zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa [Environmental Safety of Coastal and Shelf Zones and Integrated Use of Shelf Resources]* **8**, 48–63. (In Russian).
- Sadogurskiy, S.E., Evstigneeva, I.K., Belich, T.V., Tankovskaya, I.N., Sadogurskaya, S.A., 2022. Reviziia makrofitobentosa zapovednogo territorial'no-akval'nogo kompleksa Bakal'skoi kosy (Chernoe more) [Revision of macrophytobenthos of the protected territorial-aquatic complex of the Bakalskaya Spit (the Black Sea)]. *Morskoi biologicheskii zhurnal [Marine Biological Journal]* **7** (2), 72–87. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.06>
- Shitikov, V.K., 2012. Ispol'zovanie randomizatsii i butstrepa pri obrabotke rezul'tatov ekologicheskikh nablyudenij [Use of randomization and bootstrap at processing of the results of ecological observations]. *Principy ekologii [Principles of Ecology]* **1** (1), 4–24. (In Russian).
- Shitikov, V.K., Zinchenko, T.D., Avrosimova, E.V., 2010. Neparametricheskie metody sravnitel'noi otsenki vidovogo raznoobraziya rechnykh soobshchestv makrozoobentosa [Nonparametric methods for comparative assessment of species diversity of river macrozoobenthos communities]. *Zhurnal obshchej biologii [Journal of General Biology]* **71** (3), 256–267. (In Russian).
- Ugland, K.I., Gray, J.S., Ellingsen, K.E., 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* **72**, 888–897.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology* **35**, 532–543.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **39**, 207–231.
- Xu, G., He, C., Xu, H., Huang, Y., Sun, H., 2012. Application of taxonomic distinctness indices of littoral maroinvertebrate communities for assessing long-term variation in ecological quality status of intertidal ecosystems, northern China. *Environmental Science Pollution Research* **19**, 3859–3867. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1017-7>
- Zinova, A.D., 1967. Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslej yuzhnykh morej SSSR. [Taxonomic guidebook to green, brown and red algae of the southern seas of the USSR]. Nauka, Moscow – Leningrad, USSR, 397 p. (In Russian).
- Zou, Y., Axmacher, J.C., 2021. Estimating the number of species shared by incompletely sampled communities. *Ecography* **44**, 1098–1108.