

# ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ПОЛИХЕТ СКАЛЬНО-ВАЛУННЫХ СУБСТРАТОВ В ПРИБРЕЖНЫХ АКВАТОРИЯХ ООПТ КРЫМА И КАВКАЗА

А. Н. Петров\*<sup>ID</sup>, В. Г. Копий<sup>ID</sup>

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Россия

\*e-mail: alexpet-14@mail.ru

Поступила: 26.04.2021. Исправлена: 18.08.2021. Принята к опубликованию: 07.09.2021.

Исследование бентоса прибрежных акваторий, входящих в состав особо охраняемых природных территорий (ООПТ) на Черном море, является важной экологической задачей, поскольку охраняемые биотопы могут рассматриваться как природные эталоны, в пределах которых сохраняется весь биоценотический комплекс с характерной таксономической структурой и показателями биоразнообразия. В данной работе, на основе количественных данных, ранее полученных при исследовании бентосных сообществ акваторий, относящихся к четырем черноморским ООПТ (Мыс Мартьян, Карадагский, Опукский, Утриш), выполнен сравнительный анализ структуры таксоценоза полихет – обитателей обрастаний скально-валунных субстратов в прибрежной зоне (глубина 0–3 м). Исследуемые акватории различаются своим географическим положением, орографией береговой полосы, характером и структурой субстрата на прибрежном подводном склоне, степенью пространственного покрытия и видовым составом макрофитообрастаний, другими экологическими условиями. Цель работы – прогностическая оценка видового богатства и сравнительный анализ особенностей структурной организации комплексов полихет на твердых субстратах сублиторали изучаемых акваторий. Результаты прогностической оценки видового богатства полихет на основе известных эстиматоров Chao-2, Jackknife-2 и boot-strap показали, что ожидаемый уровень видового богатства ( $S_{exp}$ ) превышает реально обнаруженное ( $S_{obs}$ ) число видов в каждом из четырех районов на 20–95% в зависимости от эстиматора и числа собранных проб. Для всех заповедных акваторий установлено, что с увеличением количества проб кривые накопления числа видов не выходят на плато, что свидетельствует о недооцененном видовом богатстве полихет. Наиболее быстрый прирост значений  $S_{exp}$  с увеличением числа взятых проб выявлен для скалистой сублиторали заповедника «Мыс Мартьян». Данная закономерность может быть следствием мозаичности микробиотопов в этой ООПТ, в пределах которых формируется повышенное видовое богатство полихет. Для остальных ООПТ кривые накопления видового богатства показывают меньшее ожидаемое число видов ( $S_{exp}$ ), несмотря на большее число проанализированных проб. По результатам кластерного и ординационного анализа на основе параметра численности полихет показано, что почти все пробы сгруппировались в обособленные группы, соответствующие каждому из четырех ООПТ. При попарном сопоставлении трех ООПТ (Утриш, Карадаг и Мартьян) статистически подтверждены структурные различия между комплексами полихет. При сравнении районов Утриш и Опук отмечена высокая вариабельность попарных ранговых сходств между станциями и структурные различия между таксоценозами признаны статистически недостоверными. Различия слабо выражены из-за геоморфологического сходства донных субстратов и состава донной растительности в сублиторальных зонах обоих ООПТ, в пределах которых формируются сообщества полихет. В сублиторали каждой из акваторий на скально-валунных субстратах сформированы характерные комплексы полихет. Для каждого комплекса выделены наиболее значимые виды, которые определяют внутриклубоксную структуру (индикационные виды), либо структурные различия между комплексами (дискриминаторные виды). В таксоценозе скалистой сублиторали у Карадага такими индикационными видами являются *Nereis zonata*, *Platynereis dumerilii* и *Syllis gracilis*, в акваториях ООПТ «Мыс Мартьян» и «Утриш» – *Polyophthalmus pictus*, *Nereis* sp. и *Pholoe inornata*, а в Опукском заповеднике – *Notomastus latericeus* и *Ph. inornata*. Большинство из этих видов выступают также и видами-дискриминаторами, параметры развития которых отражают особенности таксономической структуры полихетных комплексов, формирующихся в экологических условиях скалистой сублиторали каждой из ООПТ. Полученные результаты структурно-фаунистического анализа таксоценозов полихет могут быть использованы при комплексной сравнительной оценке биоразнообразия донных сообществ в ходе экологического мониторинга охраняемых акваторий.

**Ключевые слова:** вид-дискриминатор, вид-индикатор, видовое богатство, зообентос, каменистая сублитораль, комплекс полихет, охраняемая акватория, прогностическая оценка, Черное море

## Введение

Прибрежные акватории являются динамичными зонами моря и подвержены наиболее интенсивному влиянию экологических факторов, действующих как со стороны моря, так и со стороны суши. Изучение отклика прибреж-

ных донных сообществ на воздействия факторов среды особенно важно, поскольку бентос в силу своей малой мобильности и тесной приуроченности к определенным биотопам более объективно реагирует на экологические воздействия изменением видового состава,

показателей структуры и количественного развития основных таксономических групп (Петров, 2002; Petrov, 2005; Denisenko, 2009; Escaravage et al., 2009; Киселева и др., 2010; Chikina et al., 2020).

Сравнительные исследования бентоса прибрежных акваторий, входящих в состав ООПТ на Черном море, являются важной экологической задачей, поскольку охраняемые биотопы могут рассматриваться как эталоны, в пределах которых сохраняются в естественном состоянии донные сообщества с характерной таксономической структурой и показателями обилия видов (Корженевский и др., 1997; Петров, 1998; Вершинин, Панков, 2008; Морозова и др., 2008; Болтачева и др., 2010; Мильчакова и др., 2015; Alexandrov et al., 2017; Колючкина и др., 2017). Поэтому исследование показателей биоразнообразия в пределах таких природных эталонов весьма важно для определения исходных параметров структуры и состояния сообществ при сравнении с антропогенно трансформированными сообществами (Петров, 2002; Petrov, 2005; Морозова и др., 2008; Неврова и др., 2015; Kolyuchkina et al., 2018).

В Черном море большую часть шельфа занимают биотопы рыхлых грунтов (Киселева, 1981). Доля естественных каменистых субстратов намного меньше, что является одной из причин недостаточной изученности приуроченного к ним макрозообентоса по сравнению с сообществами рыхлых грунтов (Болтачева и др., 2010, 2015; Макаров и др., 2015, 2020). Существует сравнительно немного литературных данных, посвященных изучению макробентоса на твердых субстратах черноморских охраняемых акваторий. Зачастую они носят фрагментарный характер (Синегуб, 2004; Киселева и др., 2010; Ковалева и др., 2014; Копий, 2019).

В составе макрозообентосных сообществ скально-валунных обрастаний побережья полихеты занимают одно из ключевых мест, зачастую доминируя по численности и видовому богатству среди других таксономических групп донной фауны и являясь важным компонентом трофической цепи в прибрежной экосистеме (Киселева, 1981; Киселева и др., 2010). Многие полихеты не только служат кормовой базой для ряда видов рыб и беспозвоночных, но и выступают биоиндикаторами при оценке экологического состояния среды в экосистеме черноморских побережий (Лосовская, 1977).

На основе использования количественных данных, полученных нами ранее при исследова-

нии биоразнообразия бентосных сообществ некоторых черноморских заповедников (Макаров и др., 2015, 2020; Бондаренко и др., 2016; Копий, Бондаренко, 2016; Копий, 2017, 2019), в данной работе выполнен сравнительный анализ структуры таксоценов полихет – обитателей обрастаний скально-валунных субстратов прибрежной зоны (глубина 0–3 м) четырех черноморских особо охраняемых природных территорий (ООПТ): Мыс Мартьян, Карадагский, Опукский, Утриш. Исследуемые акватории различаются своим географическим положением, орографией береговой линии и характеристиками подводных ландшафтных фаций, гранулометрическим составом грунта, гидрологическими характеристиками и другими экологическими условиями.

Цель данной работы – сравнительный анализ видового богатства и особенностей структурной организации таксоценологических комплексов полихет твердых субстратов прибрежных акваторий крымских ООПТ «Мыс Мартьян», «Карадагский», «Опукский», а также ООПТ «Утриш», расположенной на побережье Кавказа.

## Материал и методы

В основу работы положены материалы, собранные в летний сезон на скально-валунных субстратах в прибрежной зоне акваторий черноморских ООПТ «Карадагский» (июль – август 2009–2012 гг.), «Опукский» (август 2013 г.), «Мыс Мартьян» (август 2014 г.) и «Утриш» (начало сентября 2017 г.) (Копий, 2017, 2019). Для исследуемых акваторий температурный и соленосный режимы в сезон сбора различались незначительно и в зоне сублиторали менялись в пределах 21–24°C и 16.8–17.5% соответственно. Расположение прибрежных районов сбора материала показано на карте-схеме (рис. 1).

### *Характеристика районов исследований*

Заповедник «Мыс Мартьян» (далее также – Мартьян) (общая площадь – 2.40 км<sup>2</sup>, включая 1.20 км<sup>2</sup> акватории) расположен на южном берегу Крыма и создан в 1973 г. Береговые склоны абразионного типа круто обрываются в море до глубины 14–20 м. Зона вдоль берега сложена у мысов скалистыми участками, а в небольших бухтах – средне- и крупноразмерными фракциями галечно-гравийных наносов. В зоне сублиторали (0–5 м) донный субстрат характеризуется мозаичным распределением галечно-гравийных пятен и скально-валунных участков, покрытых зелеными и красными

водорослями. В пределах пятен макрофитов формируется бентосное сообщество, состоящее преимущественно из мелких брюхоногих моллюсков (Rissoidea), амфипод (Gammaridae и Hyalidae) и полихет, доля которых в видовом составе зообентоса составляет до 22% (Маслов и др., 2011; Болтачева и др., 2015; Копий, Бондаренко, 2016; Копий, 2017, 2019).

Карадагский заповедник (далее также – Карадаг) (общая площадь – 28.74 км<sup>2</sup>, протяженность береговой линии – около 8 км при ширине акватории 1 км) создан в 1979 г. (Морозова и др., 2008). Береговая зона сложена вулканическими породами. Основания скальных обрывов погружены на глубину 8–25 м. Подводный субстрат состоит из крупных скал, переходящий с глубиной в глыбово-валунные навалы, покрытые макрофитами, среди которых доминируют виды родов *Cystoseira*, *Enteromorpha*, *Phyllophora*, *Corallina* (Костенко и др., 2004). В макрозообентосе зарослевых сообществ скальных субстратов по видовому составу доминируют полихеты (до 40%). Их вклад в общую численность и биомассу зообентоса составляет до 60%. Помимо полихет, высокие показатели численности и биомассы зарегистрированы для других таксономических групп: Mollusca, Crustacea и Oligochaeta (Ковалева и др., 2014; Болтачева и др., 2015; Копий, 2017).

Заповедник «Опукский» (далее также – Опук) (общая площадь – 15.92 км<sup>2</sup>, из них 0.62 км<sup>2</sup> акватории) создан в 1998 г. и расположен на южном побережье Керченского полуострова. В

акватории ООПТ подводный склон представлен сочетанием каменных россыпей и ступенчатых скальных уступов, между которыми имеются валунно-галечные и гравийно-песчаные пляжи. На твердых субстратах донная растительность развивается пятнами от уреза воды до глубины 6–7 м. В макрофитобентосе сублиторали доминируют цистозировые сообщества, в пределах которых формируется богатая фауна зообентоса, в видовом богатстве доля полихет составляет 40–46% (Костенко и др., 2004; Макаров и др., 2015; Бондаренко и др., 2016; Копий, 2017).

Заповедник «Утриш» (далее также – Утриш) (общая площадь – 90.65 км<sup>2</sup>, включая около 11.20 км<sup>2</sup> акватории) создан в 2010 г. и расположен у полуострова Абрау (Краснодарский край). Береговая линия протяженностью 12.5 км представляет собой чередование участков с обрывистыми клифами и абразионно-аккумулятивными пляжами шириной до 200 м (Кухарев, Шереметьев, 2013). Подводный субстрат представлен скально-валунными осыпями, которые служат основой для развития типичного прибрежного биоценоза бентоса твердых грунтов. Обширное мелководье вокруг мыса Большой Утриш покрыто зарослями макрофитов, где доминантом фитоценоза является *Cystoseira barbata* С. Agardh (Вершинин, Панков, 2008; Simakova, 2009). В составе сообщества зообентоса прибрежной зоны (0–5 м) зарегистрировано 28 видов (Колючкина и др., 2017). Доля полихет в списке видов макробентоса перифитона составила 27% (Копий, 2019).



Рис. 1. Карта-схема расположения изученных ООПТ на побережье Черного моря.

Fig. 1. The location of the studied Protected Areas along the Black Sea coast.

### Методы сбора и обработки проб

В прибрежных акваториях заповедников пробы зообентоса отбирали вдоль перпендикулярных к берегу разрезов, расположенных на глубинах 0 м, 1 м, 2 м и 3 м. На четырех исследованных заповедных полигонах всего собрано 92 пробы, в том числе 54 пробы в Карадаге, восемь проб в Мартыяне, шесть проб в Опуке и 24 пробы в Утрише. Пробы с поверхности скальных субстратов брали в двух повторностях с помощью гибкой рамки площадью 0.04 м<sup>2</sup>, обшитой мельничным газом, фиксировали 4% формалином. В лабораторных условиях пробы промывали через сито с диаметром ячеек 0.5 мм. Полихет определяли до вида. Таксономическая принадлежность видов приведена в соответствии с базой данных World Register of Marine Species (WoRMS, 2018). Для одного из видов рода *Nereis*, представленного в пробах исключительно молодыми особями, точное видовое определение (по строению парагнат на глотке) провести не удалось. Поэтому в работе этот вид приводится как *Nereis* sp. Для каждого вида полихет рассчитывали среднюю численность экземпляров (N, экз./м<sup>2</sup>), среднюю биомассу (B, г/м<sup>2</sup>) и встречаемость (P, %). Исходные количественные результаты изучения фауны полихет четырех ООПТ были представлены ранее (Копий, 2019). В настоящей работе, на основе ранее собранного материала был выполнен углубленный анализ особенностей структурной организации таксоцены полихет в сублиторали заповедных акваторий с применением алгоритмов многомерного статистического анализа (Chatfield & Collins, 1980; Field et al., 1982). Обработка данных проведена на основе пакета PRIMER® v.6.1.2 (Clarke & Warwick, 2001; Clarke & Gorley, 2006). Для сравниваемых районов была составлена матрица численности полихет, в которую включено 38 видов. Сходство видовой структуры таксоценологических комплексов полихет между пробами и районами оценено по коэффициенту Брэй-Кертис с расчетом средне-групповой связи. Под таксоценологическими мы понимаем комплексы полихет с характерной видовой структурой, сформированной под влиянием ключевых экологических факторов в пределах каждого из сравниваемых полигонов (Петров, Неврова, 2004).

Оценка сходства станций по видовому составу и количественному развитию полихет выполнена на основе иерархической кластеризации и ординации (метод многомерного шкалирования, MDS routine). При расчетах исходные данные по численности были трансформированы (степень трансформации – квадратный корень) для мини-

мизации нежелательного влияния на результаты высокой численности наиболее массовых видов (Clarke & Warwick, 2001). Оценка достоверности структурных различий между комплексами полихет, выделенными в четырех районах исследования, выполнена на основе сопоставления степени внутри- и межгрупповой вариабельности средних значений ранговых сходств (ANOSIM routine, расчет R-статистики, общие ( $R_o$ ) и парно-групповые ( $R_{ii}$ ) одноуровневые тесты) (Clarke & Gorley, 2006).

Списки ключевых видов, которые вносят наибольший вклад во внутрикомплексное сходство и межкомплексные различия видовой структуры полихет в заповедных районах, составлены по расчетам параметров сходства (S) или различия (D), представляющих отношение абсолютных значений среднего вклада *i*-го вида к стандартному отклонению Sd, т.е.  $S = S_i/Sd(S_i)$  и  $D = D_i/Sd(D_i)$  (SIMPER routine). Чем выше значение среднего обилия ведущего вида в пробах и ниже степень вариабельности его количественного развития в пределах исследуемого биотопа, тем больший вклад такой вид вносит во внутрикомплексное сходство или межкомплексные отличия (Clarke & Gorley, 2006). Виды полихет, вносящие максимальный вклад в среднее внутрикомплексное сходство, названы индикаторными, а виды с наибольшим вкладом в межкомплексные различия – дискриминаторными (Неврова и др., 2015).

Прогностические расчеты ожидаемого числа видов ( $S_{exp}$ ) полихет выполнены с использованием широко применяемых алгоритмов экстраполяции видовой богатства (или эстиматоров) из групп Chao, Jackknife-2 и bootstrap (Chao, 1987; Colwell & Coddington, 1994; Foggo et al., 2003), позволяющих проводить оценку  $S_{exp}$  на основе сравнительно небольшого числа проб. Формулы расчета эстиматоров включены в пакет PRIMER (Clarke & Gorley, 2006), а методические особенности их применения для черноморского бентоса описаны в ряде работ (Petrov & Nevrova, 2013; Петров, Неврова, 2016).

### Результаты

#### Прогностическая оценка видовой богатства полихет

Наибольшее видовое богатство полихет (24 вида) выявлено в сублиторали акватории Карадагского заповедника, а наименьшее (12 видов) – в прибрежье у мыса Опук. При этом число проанализированных проб в Карадаге также было наибольшим. Это повышает вероятность выявления и учета новых, в особенности редко встреча-

ющихся видов. Сравнительные расчеты ожидаемого числа видов на основе разных эстиматоров представлены в табл. 1.

Для всех заповедных акваторий установлено, что с увеличением количества проб кривые накопления числа видов не выходят на плато, что свидетельствует о недооцененном видовом богатстве полихет. При рандомизации 6–8 проб, т.е. при минимально сходном для всех ООПТ числе проб-усилий, средне-расчетное видовое богатство составило  $11.1 \pm 0.3$  видов (Утриш),  $11.8 \pm 0.5$  видов (Опук),  $12.8 \pm 0.9$  видов (Мартьян) и  $14.0 \pm 0.2$  видов (Карадаг). С увеличением числа взятых проб уровень выявленного числа видов ( $S_{obs}$ ) в большей или меньшей степени сближается с горизонтальной асимптотой параметра  $S_{exp}$ .

Результаты выполненных расчетов ожидаемого видового богатства полихет (с учетом рандомизации числа учитываемых проб) показали, что при использовании эстиматора Chao-2 ожидаемый уровень видового богатства на 22–48% (в зависимости от района) превышает фактически выявленное (100%) в пробах число видов полихет (табл. 1). Эстиматор Jackknife-2 выдает более высокий уровень ожидаемого видового богатства (на 32–95% от  $S_{obs}$ ), тогда как результаты расчетов по алгоритму bootstrap выдают пониженный уровень, который всего на 6–18% выше, чем  $S_{obs}$ .

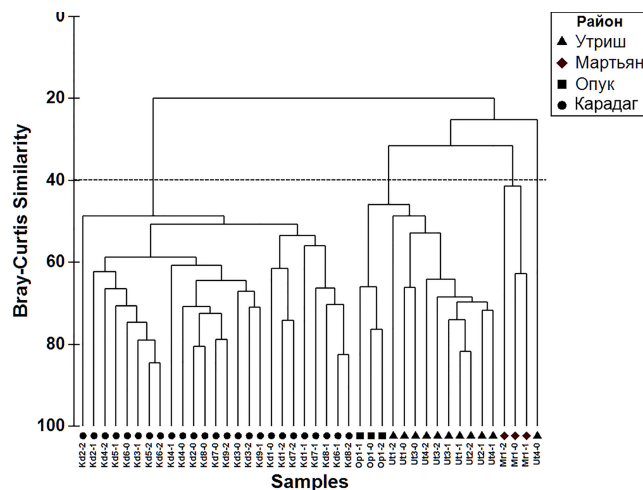
### Выделение таксоценологических комплексов полихет

По результатам иерархической кластеризации показано, что по видовому составу и количественному развитию полихет все пробы на уровне 40% сходства сгруппировались в три основных кластера, условно названные «Карадаг», «Мартьян» и «Утриш–Опук». На уровне 48% сходства кластер «Утриш–Опук» разделяется на два подкластера (комплекса), состоящие из проб, относящихся к каждому из этих двух заповедных районов (рис. 2).

**Таблица 1.** Реальные ( $S_{obs}$ ) показатели видового богатства полихет в сублиторали прибрежных ООПТ и ожидаемые ( $S_{exp}$ ) данные, полученные на основе различных эстиматоров  
**Table 1.** The observed ( $S_{obs}$ ) values of polychaete species richness in sublittoral of the coastal Protected Areas and expected ( $S_{exp}$ ) data obtained using various estimators

Район исследования	Количество проб	$S_{obs}$	$S_{exp}$		
			Ch-2	JN-2	B-S
Карадаг	54	24	$29.2 \pm 4.4$	$31.7 \pm 2.4$	$25.6 \pm 2.9$
Опук	6	12	$16.8 \pm 5.1$	$23.5 \pm 9.0$	$13.5 \pm 1.9$
Мартьян	8	14	$21.5 \pm 6.2$	$24.7 \pm 8.3$	$16.5 \pm 2.2$
Утриш	24	20	$26.5 \pm 4.6$	$30.2 \pm 2.8$	$23.2 \pm 3.4$

Примечание: Ch-2 – Chao-2, JN – Jackknife-2, B-S – Bootstrap.



**Рис. 2.** Дендрограмма относительного сходства станций (на основе численности полихет) для акваторий сублиторали четырех ООПТ. Пунктиром показан основной уровень объединения станций (40%) в кластеры, соответствующие таксоценологическим комплексам полихет.

**Fig. 2.** Dendrogram showing the relative similarity of stations based on polychaete abundance in the sublittoral zone of the four studied coastal Protected Areas. Dotted line indicates integration level of stations (40%) into clusters corresponding to the complexes of polychaetes.

Группирование в единый кластер станций одного района на основе структурно-фаунистических показателей полихет свидетельствует о том, что каждый из исследуемых прибрежных полигонов отличается от остальных по экологическим условиям, влияющим на структуру таксоценов. По результатам MDS-анализа на ординационной плоскости также выявлены неперекрывающиеся зоны, в которые компактно объединяются группы станций, соответствующие основным исследуемым полигонам (рис. 3). Уровень 2D-стресса (0.12) свидетельствует о статистической значимости пространственного группирования станций на ординационной плоскости в соответствии с объективными различиями в структуре таксоценологических комплексов полихет.

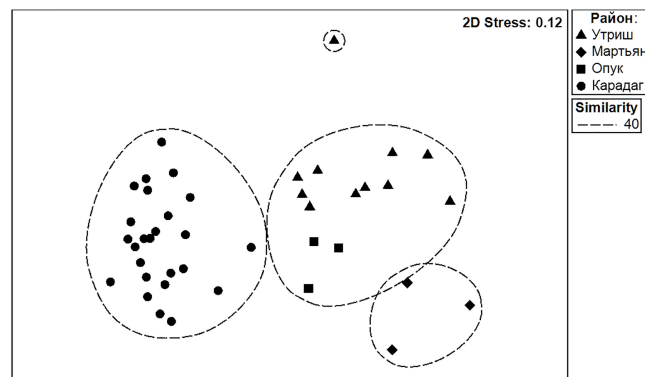
Статистически подтверждена достоверность структурных различий между таксоценологическими комплексами полихет при сопоставлении трех полигонов (Утриш, Карадаг и Мартьян). Значение общей  $R_o$ -статистики (одноуровневый ANOSIM-тест) равно 0.91 при уровне значимости 0.1%. При попарном сравнении степени вариабельности средних значений ранговых сходств между районами  $R_{ii}$ -статистика составляет 0.92–0.98 при уровне значимости 0.1–0.4%. Полученные результаты подтверждают, что в сублиторальной зоне каждой из акваторий на скально-глыбовых субстратах сформированы характерные комплексы полихет, различающиеся по видовой структуре

и уровню количественного развития отдельных видов. Только при сравнении акваторий у мыса Утриш и мыса Опук структурные различия между таксоценомами полихет признаны статистически недостоверными ( $R_p = 0.36$  для уровня значимости 7%), когда  $H_0$ -гипотеза не может быть отвергнута.

### Особенности видовой структуры таксоценологических комплексов полихет

В каждом из четырех заповедных полигонов из списка встреченных видов полихет статистическими методами (SIMPER routine) выделены группы из 3–4 ведущих (индикационных) видов, доминирующих по параметрам количественного развития и встречаемости. Суммарный вклад группы индикационных видов во внутрикомплексное сходство составил в зависимости от полигона 94–97% общего вклада всех видов, число которых в составе таксоценов на полигонах составляло от 12 до 24. Заметные флуктуации параметров количественного развития видов даже в пределах одного полигона (различия по численности между видами полихет в пробах достигали 150 раз) определили не очень высокий уровень внутрикомплексного сходства. Оно составило от 39% (Мартьян) до 65% (Опук), т.е. выделенные таксоценологические комплексы не характе-

ризуются высокой пространственно-временной стабильностью в отношении видового состава и численности полихет (табл. 2). Вклад на основе параметра отличия D отдельных дискриминаторных видов в структурные различия между таксоценологическими комплексами полихет заповедных акваторий представлен в табл. 3.



**Рис. 3.** Результаты ординационного анализа (MDS): группирование станций из четырех заповедных акваторий в соответствии с таксоценологическими комплексами полихет. Пунктиром выделены группы станций (комплексы), сгруппированных на уровне 40% сходства.

**Fig. 3.** MDS-analysis ordination of research stations referring to the four coastal Protected Areas on the basis of the polychaete complexes. The dotted line indicates grouping of stations at 40% similarity level.

**Таблица 2.** Вклад ведущих индикационных видов в среднее сходство внутри таксоценологических комплексов полихет скалистой sublittoral изученных ООПТ Крыма и Кавказа

**Table 2.** Contribution of the most important indicating species into average similarity within complexes of polychaetes at rocky sublittoral zones of the studied Crimean and Caucasian coastal Protected Areas

Вид	N, экз./м <sup>2</sup>	S <sub>i</sub>	S	S <sub>i</sub> (%)
Мартьян – среднее сходство 38.6%				
<i>Polyphthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	283.3	20.8	1.0	54.3
<i>Nereis</i> sp. Linnaeus, 1758	129.2	10.0	3.7	26.0
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	34.7	5.4	11.5	14.0
Прочие виды (11)	5.6			
Опук – среднее сходство 64.7%				
<i>Nereis</i> sp. Linnaeus, 1758	704.2	42.4	4.2	65.6
<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851	254.2	8.6	0.8	13.3
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	104.2	5.2	5.9	8.7
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	166.7	4.5	1.6	7.0
Прочие виды (8)	6.0			
Карадаг – среднее сходство 53.6%				
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	670.0	42.6	2.7	79.6
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	108.0	4.7	1.1	8.8
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	85.3	3.1	0.8	5.8
Прочие виды (21)	5.7			
Утриш – среднее сходство 54.5%				
<i>Nereis</i> sp. Linnaeus, 1758	446.9	47.9	2.1	88.1
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	123.9	4.7	0.8	8.6
Прочие виды (18)	3.3			

*Примечание:* N, экз./м<sup>2</sup> – средняя численность вида в комплексе; S<sub>i</sub> – абсолютный и S<sub>i</sub> (%) относительный вклад i-го вида в среднее сходство Брей-Кертис внутри комплекса; S – параметр сходства.

**Таблица 3.** Вклад ведущих дискриминаторных видов в среднее различие между таксономическими комплексами полихет скалистой сублиторали ООПТ Крыма и Кавказа**Table 3.** Contribution of most important discriminating species into average dissimilarity between polychaete taxocoenotic complexes at rocky sublittoral of the Crimean and Caucasian Protected Areas

Комплексы Карадаг и Утриш – среднее различие 84.3%		N, экз./м <sup>2</sup>		D <sub>i</sub>	D	D <sub>i</sub> (%)
Вид	Карадаг	Утриш				
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	670.0	123.9		32.4	1.8	38.5
<i>Nereis</i> sp. Linnaeus, 1758	25.5	446.9		27.2	1.9	32.3
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Edwards, 1833)	108.0	13.5		6.1	0.8	7.2
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	85.3	5.2		4.7	0.9	5.6
<i>Polyopthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	0.7	82.3		3.4	0.5	4.0
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	40.2	0		2.2	0.7	2.6
Прочие виды			9.7			
Комплексы Карадаг и Мартъян – среднее различие 95.3%		N, экз./м <sup>2</sup>		D <sub>i</sub>	D	D <sub>i</sub> (%)
Вид	Карадаг	Мартъян				
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	670.0	0		41.4	2.6	43.5
<i>Polyopthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	0.7	203.3		18.0	1.5	19.0
<i>Nereis</i> sp. Linnaeus, 1758	25.5	129.2		9.1	1.4	9.6
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Edwards, 1833)	108.0	8.3		6.6	0.8	7.0
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	85.3	13.9		5.1	0.9	5.4
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	40.2	0		2.4	0.7	2.5
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	14.8	34.7		2.2	1.5	2.3
Прочие виды			10.4			
Комплексы Карадаг и Опук – среднее различие 84.0%		N, экз./м <sup>2</sup>		D <sub>i</sub>	D	D <sub>i</sub> (%)
Вид	Карадаг	Опук				
<i>Nereis</i> sp. Linnaeus, 1758	25.5	704.2		29.8	3.3	35.4
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	670.0	104.2		22.3	1.8	26.6
<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851	0	254.2		10.6	1.4	12.7
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	14.8	166.7		6.2	1.4	7.33
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	85.3	0		3.4	0.9	4.2
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Edwards, 1833)	108.0	58.3		3.5	0.7	4.1
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	40.2	0		1.6	0.7	1.9
Прочие виды						8.1

Примечание: N, экз./м<sup>2</sup> – средняя численность вида в сравниваемых комплексе, D<sub>i</sub> – абсолютный и D<sub>i</sub> (%) относительный вклад i-го вида в среднее различие Брей-Кертис между комплексами; D – параметр различия

Для сравниваемых пар заповедных полигонов (табл. 3) список основных видов-дискриминаторов, совокупно вносящих около 90–92% вклада в различия между комплексами полихет скалистой сублиторали, возглавляют нереиды *Nereis zonata* Malmgren, 1867 и *Nereis* sp. Суммарный вклад этих двух видов составляет 53–71% (в зависимости от пары полигонов). Нереиды *N. zonata* и *Nereis* sp. характеризуются также и наиболее высокими значениями показателя различия D (2.6–1.8 и 3.3–1.4, соответственно). Суммарный вклад остальных 4–5 дискриминаторных видов полихет, входящих в 90% топ-части списков видов, составляет 16–17% совокупного вклада всех видов в таксоцено, а относительный индивидуальный вклад в межкомплексные различия снижается от 7.2 до 1.4%.

*Nereis zonata* заметно доминирует по численности только в акватории Карадага. В

остальных заповедных акваториях его численность значительно ниже или данный вид не был обнаружен в пробах (Мартъян). Субдоминантными дискриминаторными видами таксоцено на Карадаге является *Platynereis dumerilii* (Audouin & Edwards, 1833), в массовом количестве встреченный на водорослях в обрастающих прибрежных скал и камней, а также полихеты-силлиды *Syllis prolifera* Krohn, 1852 и *Syllis gracilis* Grube, 1840. Средняя численность *S. gracilis* в биотопе сублиторали Карадага в 3–17 раз выше, чем в сублиторали трех остальных ООПТ. Вид *S. prolifera*, обычно массово обитающий на скалах среди макрофитов и в колониях моллюска *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790), встречен только у Карадага. На остальных полигонах скалистой сублиторали этот вид в пробах не обнаружен. Индивидуальный вклад в межкомплексные различия для вышеуказанных видов полихет-

силлид составляет 5.6–4.1 (*S. gracilis*) и 2.6–1.9 (*S. prolifera*) (табл. 3).

У другого вида nereисов, *Nereis* sp., особи которого в летний сезон сборов в пробах были представлены исключительно молодыми особями, что затруднило точную идентификацию данного вида, наибольшие значения количественного развития зарегистрированы в таксоценох прибрежной зоны заповедников «Опукский», «Утриш» и «Мыс Мартьян». В сублиторали этих ООПТ данный вид массово обитает на ракушечно-песчаном грунте и на мидиевом иле и выступает дискриминатором при сравнении с таксоценом скалистой сублиторали у Карадага. Так, относительный вклад *Nereis* sp. в структурные различия таксоценов полихет этих трех заповедников при попарном сравнении с Карадагом составляет 35.3%, 32.4% и 9.5%, соответственно (табл. 3). В структуре таксоценов Утриша и Мартьяна также доминирует *Polyophthalmus pictus* (Dujardin, 1839), средняя численность которого в этих биотопах в 120–420 раз выше по сравнению с Карадагом, а относительный вклад  $D_i$  в межкомплексные различия составляет от 19% (для пары Мартьян – Карадаг) до 4% (Утриш – Карадаг). В таксоценох Опука дискриминаторными видами при сравнении с Карадагом выступают также *Notomastus latericeus* Sars, 1851 и *Pholoe inornata* Johnston, 1839, отмеченные в данном районе преимущественно на песчано-илистом и илистом грунтах.

### Обсуждение

При прогностической оценке видового богатства степень близости расчетно-ожидаемых и реальных значений может зависеть от количества взятых проб, таксономической группы, степени вариативности по числу видов между пробами и алгоритма расчета. По результатам, приведенным в работах ряда авторов (Walther & Morand, 1998; Foggo et al., 2003; Ugland & Gray, 2004; Petrov & Nevrova, 2013), приемлемым уровнем точности эstimатора может считаться тот, значение асимптоты которого превышает реально найденное в пробах число видов не более, чем на 20–25%. Если результаты расчетов дают недооценку по сравнению с реально выявленным в пробах числом видов, либо нереально высокое видовое богатство (на 40–90% выше выявленного), то такой эstimатор, в целом, следует признать неэффективным.

Отметим, что ни один из рассмотренных прогностических алгоритмов не является универсальным применительно к разным группам биоты и не соответствует в полной мере критерию точного и эффективного, т.е. обеспечивающего близкое схождение или совпадение с горизонтальной асимптотой фактического числа видов при сравнительно малом числе проб. Тем не менее, по мнению некоторых исследователей (Colwell & Coddington, 1994; Hellmann & Fowler, 1999; Walther & Moore, 2005), непараметрические эstimаторы групп Chao-2 и Jackknife-2 в целом можно считать наиболее адекватными при оценке ожидаемого видового богатства.

Различные микробиотопические условия на отдельных полигонах также могут влиять на характер зависимости выявления новых видов при увеличении числа проб (Петров, Неврова, 2016). Наиболее круто возрастает кривая накопления видов для таксоценов у Мартьяна. Это может быть связано с заметным разнообразием микробиотопов в этом районе (геоморфологически различные каменистые субстраты и талломы разных видов макрофитов), мозаичность которых может определять и повышенное видовое богатство и особенности структуры таксоценов полихет. Подобные выводы согласуются с полученными ранее результатами исследований для иных групп морской биоты (Foggo et al., 2003; Ugland & Gray, 2004; Petrov & Nevrova, 2013). Наиболее полого модельная кумулята возрастает для района Опук, хотя минимальное (шесть) число взятых проб не позволяет надежно судить о полном видовом богатстве полихет в сублиторали района и требуются дополнительные исследования для уточнения этих данных. Наши результаты прогностического моделирования видового богатства (с учетом рандомизации проб) дают основание считать, что за исключением Карадага (54 пробы), число взятых проб в прибрежных акваториях остальных ООПТ было ниже, чем необходимо для получения объективно полной информации о видовом богатстве полихет, т.е. имело место его недооцененность во всех исследуемых районах.

При статистическом выделении таксоценологических комплексов полихет в каждом из районов исследования степень структурно-фаунистических различий между комплексами определяется экологическими особенностями



ностями (характером субстрата, сезонными гидрологическими условиями и содержанием органического вещества в водной толще) (Куфтаркова и др., 2004; Petrov, 2005; Chikina et al., 2020). Возможной причиной слабых структурных различий при сравнении акваторий Утриш и Опук в ходе MDS-анализа служит сходный характер донных субстратов в мелководной зоне этих заповедников, представленных каменистыми осыпями, состоящими из известняковых обломков и щебнистых суглинков, в совокупности служащих основой для формирования типичного биоценоза твердых грунтов (Вершинин, Панков, 2008; Кухарев, Шереметьев, 2013). Однако детальная сравнительная оценка зависимости видовой структуры полихет от этих ключевых факторов в данной работе не проводилась, что требует дальнейших исследований.

При рассмотрении комплексов полихет скалистой сублиторали выявлено, что ведущую комплексообразующую роль в акваториях ООПТ играют разные виды. Так, для заповедника «Мыс Мартьян» более 94% общего вклада в среднее внутрикомплексное сходство вносит группа из трех ведущих видов полихет (из общего списка 14 видов). Это *Polyophthalmus pictus*, *Nereis* sp. и *Pholoe inornata*, чей индивидуальный вклад составляет 54%, 26% и 14%, соответственно. Наибольшее значение показателя сходства (S) отмечено у *Pholoe inornata* (11.5), что свидетельствует о стабильно высоких показателях количественного развития данного вида в экологических условиях сублиторали Мартьяна и высокой индикаторной роли в структуре таксоцены полихет данного района исследования.

В таксоцене полихет скально-валунных биотопов заповедника «Опукский» (всего найдено 12 видов) доминирующую роль играют четыре вида, суммарный вклад которых в среднее внутрикомплексное сходство составляет около 94%. Полихеты-нереиды (*Nereis* sp. и *N. zonata*) характеризуются высокими значениями не только относительного вклада, составляющего в сумме около 75%, но и показателя сходства S (4.2 и 5.9, соответственно). Эти параметры характеризуют ведущую индикаторную роль выше отмеченных, а также двух других видов-субдоминантов (*Notomastus latericeus* и *Pholoe inornata*) в структуре таксоценологического комплекса по-

лихет данной ООПТ Крымского побережья (табл. 2).

В скалистой сублиторали у Карадага в структуре таксоцены полихет (всего 24 вида) абсолютное лидирующее место принадлежит виду *Nereis zonata*, на долю которого приходится почти 80% вклада в среднее внутрикомплексное сходство, а также наибольшее значение показателя сходства S (2.7). Два других вида-субдоминанта (*Platynereis dumerilii*) и *Syllis gracilis*) также характеризуются равномерностью пространственного распределения и стабильностью показателей количественного развития (Болтачева и др., 2010, 2015; Киселева и др., 2010). Это определяет выше отмеченные три вида как наиболее значимые (индикационные) в структуре таксоцены полихет этого района исследования. У Кавказского побережья в структуре таксоценологического комплекса сублиторали заповедника «Утриш», всего насчитывающего 20 видов полихет, нереиды (*Nereis* sp. и *N. zonata*) достигают массового развития (Колючкина и др., 2017). При этом вклад данных видов в среднее сходство станций в пределах комплекса составляет 97%, что определяет их выраженную индикаторную роль, тогда как на долю остальных 18 видов приходится менее 3% вклада.

При оценке вклада ведущих дискриминаторных видов в отличия между таксономическими комплексами установлено, что в наибольшей степени различаются пары полигонов «Карадаг–Мартьян» (95.3%), «Карадаг–Утриш» (84.3%) и «Карадаг–Опук» (84.0%) (табл. 3). Эти результаты свидетельствуют о выраженных особенностях видовой структуры таксоцены и количественного развития отдельных видов полихет у Карадага по сравнению с таксоценолами сублиторали других прибрежных акваторий. Выявленные структурно-таксономические отличия могут являться следствием биотопических особенностей. Они включают орографию береговой полосы, тип субстрата на прибрежном подводном склоне, видовой состав и площадь покрытия макрофитообрастаний в прибрежье ООПТ (Костенко и др., 2004; Морозова и др., 2008; Simakova, 2009; Кухарев, Шереметьев, 2013). При сопоставлении остальных пар районов исследований структурные различия между таксоценологическими комплексами полихет были заметно ниже (51–62%). Это мо-

жет быть обусловлено сходством основных гидролого-гидрохимических условий. Они включают ветро-волновую активность, соленость, среднефоновый для побережья Черного моря уровень содержания в воде биогенов, низкий уровень техногенных загрязнений в рыхлых грунтах и водной толще (Куфтаркова и др., 2004; Морозова и др., 2008).

Таким образом, наиболее значимые по величине относительного вклада в среднее внутрикомплексное сходство (S) ведущие индикаторные виды (в таксоценозе у Карадага это *Nereis zonata* и *P. dumerilii*, у Мартьяна и Утриша – *Nereis* sp. и *Polyopthalmus pictus*, а у Опука – *Nereis* sp. и *Notomastus latericeus*) зачастую выступают также видами-дискриминаторами, исходя из высоких значений показателя различия D. Вышеуказанные виды (табл. 2, табл. 3) определяют как общую структурно-видовую организацию каждого из таксоценотических комплексов полихет, так и те таксономические и количественные различия между комплексами, которые могут проявляться под влиянием экологических условий в биотопах скалистой сублиторали разных заповедников.

### Заключение

Исследуемые участки скалистой сублиторали (глубина 0–3 м) в акваториях четырех заповедников Крыма и Кавказа характеризовались сходством основных гидролого-гидрохимических условий, включая среднегодовой уровень волновой активности, соленость, среднефоновое для побережья Черного моря содержание в воде биогенов, низкий уровень техногенных загрязнений в рыхлых грунтах и водной толще. Но акватории различались по орографии береговой зоны, характеру и структуре субстрата на прибрежном подводном склоне, степени пространственного покрытия и видовому составу макрофитообрастаний твердых субстратов.

Результаты прогностического моделирования видового богатства полихет, выполненные на основе эstimаторов Chao-2, Jackknife-2 и bootstrap, показали, что для всех рассмотренных районов кривые накопления видов не сближаются с горизонтальной асимптотой. Это свидетельствует о недооцененности видового богатства полихет на основе ограниченного числа взятых проб.

При использовании эstimатора Chao-2 ожидаемый уровень видового богатства ( $S_{exp}$ ) превышает фактически выявленное (100%) число видов на 22–48% (в зависимости от района). Остальные эstimаторы дают более завышенную (Jackknife-2) или заниженную (bootstrap) оценки. Для биотопа скалистой сублиторали заповедника «Мыс Мартьян» был отмечен наиболее быстрый прирост значений  $S_{exp}$  с увеличением числа взятых проб. Данная закономерность определяется разнообразием микробиотопов в этом районе, мозаичность которых также влияет на повышенное видовое богатство полихет. Для акваторий остальных заповедников модельные кривые экстраполяции видового богатства имеют более пологий вид и меньшее ожидаемое число видов ( $S_{exp}$ ), несмотря на большее число изученных проб. В целом можно отметить, что микробиотопические условия оказывают влияние на различия в характере зависимости выявления новых (особенно редко встречающихся) видов с увеличением числа проб и определяют особенности видовой структуры таксоценоза полихет. В наших исследованиях, за исключением сборов у Карадага (54 пробы), число проб в прибрежных акваториях остальных ООПТ было недостаточным для получения объективно полной информации о видовом богатстве полихет в сублиторали этих районов. Это требует продолжения аналогичных исследований.

По результатам кластерного и ординационного анализа почти все пробы сгруппировались в несколько статистически обособленных групп, соответствующих каждой из ООПТ. Статистически подтверждена достоверность структурных различий между таксоценотическими комплексами полихет при попарном сравнении трех полигонов (Утриш, Карадаг и Мартьян). Только при сравнении акваторий у Утриша и Опука структурные различия между комплексами признаны статистически недостоверными, возможно, из-за геоморфологического сходства донных субстратов и состава донной растительности в прибрежной зоне обеих ООПТ.

Для таксоценотического комплекса каждого из районов выделены наиболее значимые виды полихет, определяющие как внутрикомплексную таксономическую структуру (индикаторные виды), так и структурные различия между комплексами (дискриминаторные

виды). В таксоцено скалистой сублиторали у Карадага индикационными видами являются *Nereis zonata*, *Platynereis dumerilii* и *Syllis gracilis*, в заповедниках «Мыс Мартьян» и «Утриш» – *Polyopthalmus pictus*, *Nereis* sp. и *Pholoe inornata*, а в «Опукском» – *Notomastus latericeus* и *Pholoe inornata*. Большинство из этих видов выступают также и видами-дискриминаторами, параметры развития которых отражают особенности структуры комплексов полихет, которые формируются в зоне скалистой сублиторали каждого из заповедников под влиянием экологических условий. Полученные результаты структурно-фаунистического анализа таксоценов полихет могут быть использованы при комплексной сравнительной оценке биоразнообразия основных эколого-таксономических групп донных сообществ в ходе экологического мониторинга черноморских заповедных акваторий.

### Благодарности

Работа выполнена в отделе экологии бентоса в рамках госзадания ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН» (госрегистрация №007-00080-1800) по теме №121030100028-0.

### Литература

- Болтачева Н.А., Ревков Н.К., Бондаренко Л.В., Макаров М.В., Копий В.Г., Тимофеев В.А., Мазлумян С.А. 2010. Макрозообентос акватории Карадагского природного заповедника // *Летопись природы*. Т. 25. Симферополь: Н. Оріанда. С. 150–174.
- Болтачева Н.А., Ковалева М.А., Макаров М.В., Бондаренко Л.В. 2015. Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Черное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. Симферополь: Н. Оріанда. С. 530–548.
- Бондаренко Л.В., Болтачева Н.А., Копий В.Г., Тимофеев В.А. 2016. Макрозообентос биотопа рыхлых грунтов Опукского природного заповедника // *Экосистемы*. Т. 7(37). С. 19–25.
- Вершинин А.О., Панков С.Л. 2008. О необходимости создания морской заповедной акватории в рамках проекта Утришского заповедника // *Перспективы развития особо охраняемых природных территорий и туризма на Северном Кавказе*. Майкоп: ООО «Качество». С. 31–36.
- Киселева М.И. 1981. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. Киев: Наукова думка. 163 с.
- Киселева Г.А., Колова К.А., Молчанова Ю.В. 2010. Полихеты в ассоциациях водорослей акватории Карадага // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 3. С. 42–49.
- Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Макаров М.В., Бондаренко Л.В. 2014. Обрастания естественных твердых субстратов (скал) акватории Карадагского природного заповедника // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 10. С. 77–81.
- Колочкина Г.А., Семин В.Л., Басин А.Б., Кузнецова А.В., Григоренко К.С., Любимов И.В., Симакова У.В. 2017. Современное состояние макрозообентоса рыхлых грунтов национального заповедника Утриш // *Абрау: наземные и смежные морские экосистемы: структура, биоразнообразие и охрана*. Вып. 4. С. 228–240.
- Копий В.Г. 2017. Макрозообентос зоны псевдолиторали крымских заповедников // *Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН*. Т. 1(3). С. 29–37.
- Копий В.Г. 2019. Полихеты обрастаний в прибрежных акваториях заповедников Крыма и Кавказа // *Биота и среда заповедных территорий*. № 2. С. 48–65. DOI: 10.25808/26186764.2019.92.22.004
- Копий В.Г., Бондаренко Л.В. 2016. Макрозообентос зоны псевдолиторали природного заповедника «Мыс Мартьян» // *Перспективы и проблемы современной гидробиологии*. Ярославль: Филигрань. С. 89–90.
- Корженевский В.В., Боков В.А., Дулицкий А.И. (ред.). 1997. Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения. Материалы, представленные на международный рабочий семинар (ноябрь 1997, Гурзуф). Симферополь: Сонат. 131 с.
- Костенко Н.С., Дикий Е.А., Алексеева С.П. 2004. Фитобентос юго-восточной части Крымского побережья Черного моря // *Карадаг: гидробиологические исследования*. Кн. 2. Симферополь: Сонат. С. 66–84.
- Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И. 2004. Гидрохимическая характеристика вод Судакско-Карадагского взморья // *Карадаг: гидробиологические исследования*. Кн. 2. Симферополь: Сонат. С. 12–27.
- Кухарев И.Л., Шереметьев А.В. 2013. Государственный природный заповедник «Утриш». Атлас // *Научные труды государственного природного заповедника «Утриш»*. Т. 2. С. 16–19.
- Лосовская Г.В. 1977. Экология полихет Черного моря. Киев: Наукова думка. 92 с.
- Макаров М.В., Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Копий В.Г., Бондаренко Л.В. 2015. Макрозообентос естественных твердых субстратов в акваториях, примыкающих к Керченскому полуострову // *Наукові Записки Тернопільського Національного Педагогічного університету*. Серія Біологія. № 3–4 (64). С. 425–428.
- Макаров М.В., Бондаренко Л.В., Копий В.Г., Ковалева М.А. 2020. Макрозообентос в обрастаниях твердых естественных субстратов (валунов) в акватории, прилегающей к заповеднику «Утриш» (Черное море) // *Научные труды государственного природного заповедника «Утриш»*. Т. 5. С. 233–239.

- Маслов И.И., Крайнюк Е.С., Саркина И.С., Костин С.Ю., Сергеев А.Л. 2011. Основные направления и результаты научной и природоохранной деятельности отдела охраны природы НБЦ, природного заповедника «Мыс Мартыан» (1973–2010 гг.) // Бюллетень Никитского ботанического сада. Вып. 100. С. 29–39.
- Милячакова Н.А., Александров В.В., Бондарева Л.В., Панкеева Т.В., Чернышева Е.Б. 2015. Морские охраняемые акватории Крыма. Научный справочник. Симферополь: Н. Оріанда. 312 с.
- Морозова А.Л., Смирнова Ю.Д., Гасников С.В. 2008. Влияние природных и антропогенных факторов на трансформацию морских прибрежных экосистем Карадагского заповедника // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Керчь: ЮгНИРО. С. 61–67.
- 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. Симферополь: Н. Оріанда. 176 с.
- Петров А.Н. 1998. Прибрежные акватории Крыма: разработка принципов и критериев для создания новых заповедных объектов в условиях развития хозяйственно-рекреационной деятельности // Экология моря. Т. 47. С. 17–23.
- Петров А.Н. 2002. Прибрежные акватории // Перспективы создания единой природоохранной сети Крыма. Симферополь: Крымучпедгиз. С. 170–181.
- Петров А.Н., Неврова Е.Л. 2004. Сравнительный анализ структуры таксоценоза донных диатомовых (Bacillariophyta) в районах с различным уровнем техногенного загрязнения (Черное море, Крым) // Морской экологический журнал. Т. 3(2). С. 72–83.
- Петров А.Н., Неврова Е.Л. 2016. Оценка видового богатства различных групп бентоса при разных уровнях загрязнения биотопов и усилиях пробоотбора // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 385–389.
- Синегуб И.А. 2004. Макрофауна верхней sublittoral скал в Черном море у Карадага // Карадаг: гидро-биологические исследования. Кн. 2. Симферополь: Сонат. С. 121–132.
- Alexandrov B.G., Minicheva G.G., Zaitsev Yu.P. 2017. Black Sea Network of Marine Protected areas: European approaches and adaptation to expansion and monitoring in Ukraine // Management of Marine Protected Areas: A network perspective, 1<sup>st</sup> edition. New York: John Wiley & Sons Ltd. P. 227–246.
- Chao A. 1987. Estimating the population-size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. Vol. 43(4). P. 783–791. DOI: 10.2307/2531532
- Chatfield C., Collins A. 1980. Introduction to multivariate analysis. London: Chapman & Hill. 329 p.
- Chikina M.V., Spiridonov V.A., Naumov A.D. 2020. *Modiolus modiolus* Communities of Onega Bay, White Sea: How Stable Are They over Time and Space? // Biology Bulletin. Vol. 47(9). P. 1099–1114. DOI: 10.1134/S1062359020090058
- Clarke K.R., Gorley R.N. 2006. PRIMER v6: User Manual. Plymouth: PRIMER-E Ltd. 190 p.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2<sup>nd</sup> edition. Plymouth: PRIMER-E Ltd. 154 p.
- Colwell R.K., Coddington J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation // Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences. Vol. 345(1311). P. 101–118. DOI: 10.1098/rstb.1994.0091
- Denisenko N.V. 2009. Composition and distribution of sublittoral zoobenthos in Kemskaaya Bay of the White Sea // Oceanology. Т. 49(6). С. 788–800. DOI: 10.1134/S0001437009060058
- Escaravage V., Herman M.J., Merckx B., Włodarska-Kowalczyk M., Amouroux J.M., Degraer S., Grémare A., Heip C.H.R., Hummel H., Karakassis I., Labruno C., Willems W. 2009. Distribution patterns of macrofaunal species diversity in subtidal soft sediments: biodiversity-productivity relationships from the MacroBen database // Marine Ecology Progress Series. Vol. 382. P. 253–264. DOI: 10.3354/meps08008
- Field J.G., Clarke K.R., Warwick R.M. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns // Marine Ecology Progress Series. Vol. 8. P. 37–52.
- 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. Vol. 248. P. 15–26. DOI: 10.3354/meps248015
- Hellmann J.J., Fowler G.W. 1999. Bias, precision and accuracy of four measures of species richness // Ecological Applications. Vol. 9(3). P. 824–834. DOI: 10.1890/1051-0761(1999)009[0824:BPAAOF]2.0.CO;2
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Simakova U.V., Mokievsky V.O. 2018. Presentability of the Utrish Nature Reserve's benthic communities for the North Caucasian Black Sea Coast // Nature Conservation Research. Vol. 3(4). P. 1–16. DOI: 10.24189/ncr.2018.065
- Petrov A.N. 2005. Assessment of long-term recreational and marifarming impact upon nearshore seascapes and benthic community (case study: Laspi bay, Crimea, the Black Sea) // Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues. Dordrecht: Springer Netherlands. P. 293–300.
- Petrov A.N., Nevrova E.L. 2013. Extrapolative estimation of benthic diatoms (Bacillariophyta) species diversity in different marine habitats of the Crimea (Black Sea) // International journal of Biodiversity. Vol. 2013. Article: 975459. DOI: 10.1155/2013/975459
- Simakova U.V. 2009. Influence of the sea bottom relief on the *Cystoseira* communities of the North Caucasian coast of the Black Sea // Oceanology. Vol. 49(5). С. 672–680. DOI: 10.1134/S0001437009050087

- Ugland K.I., Gray J.S. 2004. Estimation of species richness: analysis of the methods developed by Chao and Karakassis // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 284. P. 1–8. DOI: 10.3354/meps284001
- Walther B.A., Morand S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. // *Parasitology*. Vol. 116(4). P. 395–405. DOI: 10.1017/S0031182097002230
- Walther B.A., Moore J.L. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance // *Ecography*. Vol. 28(6). P. 815–829. DOI: 10.1111/j.2005.0906-7590.04112.x
- WoRMS. 2018. World register of Marine Species. Available from: <https://www.marinespecies.org/>
- Colwell R.K., Coddington J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 345(1311): 101–118. DOI: 10.1098/rstb.1994.0091
- Denisenko N.V. 2009. Composition and distribution of sublittoral zoobenthos in Kemsкая Bay of the White Sea. *Oceanology* 49(6): 788–800. DOI: 10.1134/S0001437009060058
- Escaravage V., Herman M.J., Merckx B., Włodarska-Kowalczyk M., Amouroux J.M., Degraer S., Grémare A., Heip C.H.R., Hummel H., Karakassis I., Labruno C., Willems W. 2009. Distribution patterns of macrofaunal species diversity in subtidal soft sediments: biodiversity-productivity relationships from the MacroBen database. *Marine Ecology Progress Series* 382: 253–264. DOI: 10.3354/meps08008
- Field J.G., Clarke K.R., Warwick R.M. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37–52.
- 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. DOI: 10.3354/meps248015
- Hellmann J.J., Fowler G.W. 1999. Bias, precision and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications* 9(3): 824–834. DOI: 10.1890/1051-0761(1999)009[0824:BPAAOF]2.0.CO;2
- Kiseleva M.I. 1981. *Soft-bottom benthos of the Black Sea*. Kiev: Naukova Dumka. 163 p. [In Russian]
- Kiseleva G.A., Kolova K.A., Molchanova Yu.V. 2010. Polychaete in the tangle of the algae on the aquatorium of Karadag. *Ecosystems, Their Optimization and Conservation* 3: 42–49. [In Russian]
- Kolyuchkina G.A., Semin V.L., Basin A.B., Kuznetsova A.V., Grigorenko K.S., Lyubimov I.V., Simakova U.V. 2017. Current status of macrozoobenthos of soft sediments in the Utrish State Nature Reserve. In: *Abrau: terrestrial and adjacent marine ecosystems: structure, biodiversity and conservation*. Vol. 4. P. 228–240. [In Russian]
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Simakova U.V., Mokievsky V.O. 2018. Presentability of the Utrish Nature Reserve's benthic communities for the North Caucasian Black Sea Coast. *Nature Conservation Research* 3(4): 1–16. DOI: 10.24189/ncr.2018.065
- Kopiy V.G. 2017. Macrozoobenthos in the pseudolittoral zone of the Crimean reserves. *Proceedings of the T.I. Vyzemsky Karadag research station – Natural Reserve RAS* 1(3): 29–37. [In Russian]
- Kopiy V.G. 2019. Polychaetes of fouling substrates at the coastal marine reserves of the Crimea and the Caucasus. *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 48–65. DOI: 10.25808/26186764.2019.92.22.004 [In Russian]
- Kopiy V.G., Bondarenko L.V. 2016. Macrozoobenthos of splash zone of the eastern coast of Crimea. In: I.S. Turbanov (Ed.): *Prospective and Problems of Modern Hydrobiology*. Yaroslavl: Filigran. P. 89–90. [In Russian]

## References

- Alexandrov B.G., Minicheva G.G., Zaitsev Yu.P. 2017. Black Sea Network of Marine Protected areas: European approaches and adaptation to expansion and monitoring in Ukraine. In: P.D. Goriup (Ed.): *Management of Marine Protected Areas: A network perspective, 1<sup>st</sup> edition*. New York: John Wiley & Sons Ltd. P. 227–246.
- Boltacheva N.A., Revkov N.K., Bondarenko L.V., Makarov M.V., Kopiy V.G., Timofeev V.A., Mazlumyan S.A. 2010. Macrozoobenthos of water area in the Karadag State Nature Reserve. In: A.L. Morozova (Ed.): *Chronicle of the Nature*. Vol. 25. Simferopol: N.Orianda. P. 150–174. [In Russian]
- Boltacheva N.A., Kovaleva M.A., Makarov M.V., Bondarenko L.V. 2015. Macrofauna on the rocks: long-term changes in the upper subtidal zone of Karadag (Black Sea). In: A.V. Gaevsкая, A.L. Morozova (Eds.): *100 years of the T.I. Vyzemsky Karadag research station: Proceedings*. Simferopol: N.Orianda. P. 530–548. [In Russian]
- Bondarenko L.V., Boltacheva N.A., Kopiy V.G., Timofeev V.A. 2016. Macrozoobenthic organisms of soft bottom sediments biotope of Opuk Nature Reserve. *Ekosistemy* 7(37): 19–25. [In Russian]
- Chao A. 1987. Estimating the population-size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43(4): 783–791. DOI: 10.2307/2531532
- Chatfield C., Collins A. 1980. *Introduction to multivariate analysis*. London: Chapman & Hill. 329 p.
- Chikina M.V., Spiridonov V.A., Naumov A.D. 2020. *Modiolus modiolus* Communities of Onega Bay, White Sea: How Stable Are They over Time and Space? *Biology Bulletin* 47(9): 1099–1114. DOI: 10.1134/S1062359020090058
- Clarke K.R., Gorley R.N. 2006. *PRIMER v6: User Manual*. Plymouth: PRIMER-E Ltd. 190 p.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition*. Plymouth: PRIMER-E Ltd. 154 p.

- Korzhenevskiy V.V., Bokov V.A., Dulitskiy A.I. (Eds.). 1997. *Biodiversity of the Crimea: assessment and conservation needs. Materials for international workshop (November, 1997, Gurzuf)*. Simferopol: SONAT. 131 p. [In Russian]
- Kostenko N.S., Dikiy E.A., Alekseeva S.P. 2004. Phytobenthos of the South-Eastern part of Crimean coast of the Black Sea. In: *Karadag: hydrobiological investigations*. Book 2. Simferopol: Sonat. P. 66–84. [In Russian]
- Kovaleva M.A., Boltacheva N.A., Makarov M.V., Bondarenko L.V. 2014. The fouling community on the natural hard substrata of the Karadag State Nature Reserve (Black Sea). *Ecosystems, Their Optimization and Conservation* 10: 77–81. [In Russian]
- Kuftarkova E.A., Kovrigina N.P., Bobko N.I. 2004. Hydrochemical characteristics of the waters of the Sudak-Karadag beach. *Karadag: hydrobiological research*. In: *Karadag: hydrobiological investigations*. Book 2. Simferopol: Sonat. P. 12–27. [In Russian]
- Kukharev I.L., Sheremetyev A.V. 2013. Utrish State Nature Reserve. Atlas. *Proceedings of the Utrish State Nature Reserve* 2: 16–19. [In Russian]
- Losovskaya G.V. 1977. *Polychaete ecology of the Black Sea*. Kiev: Naukova Dumka. 92 p. [In Russian]
- Makarov M.V., Kovaleva M.A., Boltacheva N.A., Kopyi V.G., Bondarenko L.V. 2015. Macrozoobenthos of natural hard substrates in water areas adjoining to the Kerch peninsula. *Scientific Notes of Ternopil National Pedagogical University. Series Biology* 3–4(64): 425–428. [In Russian]
- Makarov M.V., Bondarenko L.V., Kopyi V.G., Kovaleva M.A. 2020. Macrozoobenthos of the natural hard fouling substrates (boulders) in water area adjacent to the Utrish State Nature Reserve (Black Sea). *Proceedings of the Utrish State Nature Reserve* 5: 233–239. [In Russian]
- Maslov I.I., Krainyuk E.S., Sarkina I.S., Kostin S.Yu., Sergeyenko A.L. 2011. Main directions and results of scientific and environmental activities of the Nature Conservation Department of the NBG, Cape Martyan State Nature Reserve (1973–2010). *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* 100: 29–39. [In Russian]
- Milchakova N.A., Aleksandrov V.V., Bondareva L.V., Pankeeva T.V., Chernysheva E.V. 2015. *Marine Protected Areas of the Crimea. Scientific Handbook*. Simferopol: N. Orianda. 312 p. [In Russian]
- Morozova A.L., Smirnova Yu.D., Gasnikov S.V. 2008. The influence of natural and anthropogenic factors on the transformation of marine coastal ecosystems of the Karadag State Nature Reserve. In: B.N. Panov (Ed.): *Modern ecological problems of the Azov-Black Sea Region*. Kerch: YugNIRO. P. 61–67. [In Russian]
- Nevrova E.L., Snigireva A.A., Petrov A.N., Kovaleva G.V. 2015. *Guidelines for quality control of the Black Sea. Microphytobenthos*. Simferopol: N. Orianda. 176 p. [In Russian]
- Petrov A.N. 1998. Near-shore water areas of the Crimea: working out of principles and criteria for creation of new protected areas upon development of municipal and recreation activities. *Ecologiya Morya* 47: 17–23. [In Russian]
- Petrov A.N. 2002. Near-shore water areas. In: V.A. Bokov (Ed.): *Perspectives of organization of the unified network of Protected Areas in Crimea*. Simferopol: Krymchpedgiz. P. 170–181. [In Russian]
- Petrov A.N. 2005. Assessment of long-term recreational and marifarming impact upon nearshore seascapes and benthic community (case study: Laspi bay, Crimea, the Black Sea). In: P. Lasserre, P. Viaroli, P. Camprostrini (Eds.): *Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues*. Dordrecht: Springer Netherlands. P. 293–300.
- Petrov A.N., Nevrova E.L. 2004. Comparative analysis of taxocene structures of benthic diatoms (Bacillariophyta) in regions with different level of technogenic pollution (Black Sea, Crimea). *Marine Ecological Journal* 3(2): 72–83. [In Russian]
- Petrov A.N., Nevrova E.L. 2013. Extrapolative estimation of benthic diatoms (Bacillariophyta) species diversity in different marine habitats of the Crimea (Black Sea). *International Journal of Biodiversity* 2013: 975459. DOI: 10.1155/2013/975459
- Petrov A.N., Nevrova E.L. 2016. Species richness estimation of benthos assemblages at different sediment pollution level and sampling efforts. In: A.V. Gaevskaia (Ed.): *Marine Biological Research: Achievements and Perspectives*. Vol. 2. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika. P. 385–389. [In Russian]
- Simakova U.V. 2009. Influence of the sea bottom relief on the *Cystoseira* communities of the North Caucasian coast of the Black Sea. *Oceanology* 49(5): 672–680. DOI: 10.1134/S0001437009050087
- Sinegub I.A. 2004. Macrofauna of upper rocky sublittoral in the Black Sea near Karadag. In: *Karadag: hydrobiological investigations*. Book 2. Simferopol: Sonat. P. 121–132. [In Russian]
- Ugland K.I., Gray J.S. 2004. Estimation of species richness: analysis of the methods developed by Chao and Karakassis. *Marine Ecology Progress Series* 284: 1–8. DOI: 10.3354/meps284001
- Vershinin A.O., Pankov S.L. 2008. Concerning the necessity of organization of marine reserve within framework of the Utrish Reserve project. In: V.V. Kovalev, S.A. Trepel (Eds.): *Prospective for development of Protected Areas and tourism at Northern Caucasus*. Maikop: Kachestvo. P. 31–36. [In Russian]
- Walther B.A., Morand S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116(4): 395–405. DOI: 10.1017/S0031182097002230
- Walther B.A., Moore J.L. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28(6): 815–829. DOI: 10.1111/j.2005.0906-7590.04112.x
- WoRMS. 2018. *World register of Marine Species*. Available from: <https://www.marinespecies.org/>

## STRUCTURAL FEATURES OF THE POLYCHAETE COMMUNITY AT ROCKY-BOULDER SUBSTRATES IN NEARSHORE WATERS IN PROTECTED AREAS OF CRIMEA AND CAUCASUS

Alexei N. Petrov\*<sup>ID</sup>, Vera G. Kopyy<sup>ID</sup>

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Russia*

\*e-mail: [alexpet-14@mail.ru](mailto:alexpet-14@mail.ru)

Studies of the benthos in nearshore water areas within Protected Areas along the Black Sea are an important ecological task. In this connection, protected habitats can be recognised as intact natural areas, where the entire natural complex is preserved with its typical taxonomic structure and biodiversity features. This study is based on the obtained quantitative data on the biodiversity of benthic assemblages in coastal Protected Areas. It aims to study the structure of polychaete communities as inhabitants of fouling areas at sublittoral (depth 0–3 m) rocky/boulder substrates in four Protected Areas along the Black Sea (Cape Martyan State Nature Reserve, Karadag State Nature Reserve, Opukskiy State Nature Reserve, and Utrish State Nature Reserve). The studied sites differ in their geographic location, orographic shape of the coastal strip, features of underwater substrates, the pattern of spatial coverage and species composition of macroalgae foulings and other environmental parameters. The purpose of this study was also to make a prognostic estimation of the expected species richness ( $S_{exp}$ ) and comparative analysis of the structural organisation of polychaete complexes on rocky substrates in the selected coastal Protected Areas. The prognostic modelling of polychaete species richness was based on the known extrapolation algorithms (estimators Chao-2, Jackknife-2, and bootstrap). The results show that the expected level of species richness ( $S_{exp}$ ) exceeds the actually detected ( $S_{obs}$ ) number of species in each of the four Protected Areas by 20–95%, depending on the estimator and total number of collected samples. In all sublittoral water areas, it was found that with an increase in the number of samples the accumulation curves do not reach a horizontal asymptote. This indicates an underestimated species richness of polychaetes. At the rocky sublittoral zone of the Cape Martyan State Nature Reserve, the fastest increase in  $S_{exp}$  values was revealed with an increase in the number of samples taken. This relationship can be determined by heterogeneity of microhabitats in this area, where the increased number of polychaete species is also formed. Considering the other Protected Areas, the extrapolative curves of species richness have a flatter mode and a smaller expected number of species ( $S_{exp}$ ), despite the larger number of samples analysed. According to the results of the clustering and ordination analyses, based on the species composition and abundance of polychaetes, almost all samples taken were grouped into separate clusters corresponding to each of the four studied Protected Areas. The reliability of structural differences between polychaete complexes was statistically confirmed by pairwise comparison of three areas (Utrish, Karadag, and Martyan). The comparison of sites conditionally named Utrish and Opukskiy demonstrated that structural differences between polychaete complexes were statistically insignificant probably due to the affinity of the geomorphologic pattern of hard-bottoms and composition of fouling vegetation in sublittoral zones of both Protected Areas. The specific polychaete complexes have been formed on rocky/boulder substrates within each of the investigated Protected Areas, being different in their taxonomic structure and quantitative characteristics of the certain species. For each polychaete complex, the most significant species were identified, which determine both the intracomplex taxonomic structure (indicating species) and structural differences between the complexes (discriminating species). In the polychaete complex of the rocky sublittoral in the Karadag State Nature Reserve such indicating species were *Nereis zonata*, *Platynereis dumerilii*, and *Syllis gracilis*. In the Cape Martyan State Nature Reserve and Utrish State Nature Reserve, the indicating taxa were *Polyophthalmus pictus*, *Nereis* sp., and *Pholoe inornata*. Finally, in the Opukskiy State Nature Reserve, *Notomastus latericeus* and *Pholoe inornata* were recognised as indicating species. Most of these species may also be considered as discriminating species. Parameters of their quantitative development reflect the structural features of polychaete complexes formed under the influence of specific environmental factors in the sublittoral zone of each of the four studied coastal Protected Areas. The obtained results of the structural-faunistic analysis of polychaete complexes can be applied for comparative assessment of the biodiversity features of benthic communities during the comprehensive ecological monitoring of the coastal Protected Areas.

**Key words:** Black Sea, discriminating species, indicator species, polychaete complex, prognostic estimation, rocky sublittoral, species richness, water Protected Area, zoobenthos