

УДК 582.261.1.574.587(262.5)

**А.Н. ПЕТРОВ, Е.Л. НЕВРОВА**

Ин-т биологии южных морей НАН Украины,  
пр. Нахимова, 2, 99011 Севастополь, Украина

## **ПРОГНОСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ВИДОВОГО БОГАТСТВА БЕНТОСНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ**

---

Определен состав диатомовых бентоса (433 видов и ввт) по материалам, собранным в 1996–2009 гг. на илисто-песчаных грунтах у побережья Юго-Западного Крыма (93 станции). Выполнена прогностическая оценка ожидаемого видового богатства  $S_{exp}$  донных диатомовых на основе алгоритмов оценки числа видов (эстиматоров) Chao, Jack-knife и графического метода  $S_{oc}$  (Karakassis, 1995). Осуществлена оценка точности эстиматоров и оптимального соотношения между минимальным числом проб и наибольшей информацией о видовом богатстве на конкретном полигоне. Точность оценки  $S_{exp}$  возрастает прямо пропорционально числу проб. Эстиматор  $S_{oc}$  дает наиболее близкие к реальным значения  $S_{exp}$  (превышающие не более чем на 10–13 % фактическое число видов, при анализе до 12–15 проб) и небольшую недооценку  $S_{exp}$  (на 3–5 %, при числе проб свыше 40–43). Остальные алгоритмы дают завышенную оценку  $S_{exp}$  (Chao – на 21–70 %, Jack-knife – на 23–58 %) на протяжении всего ряда возрастающего числа проб. На основе показателей относительной ошибки (RE) и относительного квадратичного отклонения (SRD) выполнена оценка точности эстиматоров в зависимости от особенностей биотопа и числа проб. Показано, что при рассмотрении небольшого числа проб (4–6) все эстиматоры дают завышенную оценку параметра  $S_{exp}$  (в 1,3–1,8 раза). С увеличением числа проб до 15–20 и более алгоритмы Chao и Jack-knife показывают снижение величин RE и SRD. Для показателя  $S_{oc}$ , начиная с уровня 7–8 проб,  $S_{exp}$  оценивается довольно точно. Определены параметры обобщенной log-зависимости между числом проб (от 1 до 93) и долей (%) видов донных диатомовых, зарегистрированных в прибрежных акваториях ЮЗ Крыма (433 вида и ввт). Рассчитано (с учетом рандомизации), что для выявления около 50 % всех видов, встречающихся в регионе ЮЗ Крыма на песчано-илистых грунтах в диапазоне глубин 5–45 м, следует изучить не менее 10 проб в сходных биотопических условиях. Для выявления 67 % ожидаемого видового богатства следует проанализировать не менее 20 проб, а 80 % видов – около 40 проб (при допущении равной вероятности встречи в пробе любого вида). Использование полученного эмпирического соотношения может быть рекомендовано для сравнительной прогностической оценки видового богатства диатомовых на основе разного количества проб при исследовании неизученных ранее экологически схожих регионов Черного моря.

**Ключевые слова:** диатомовые бентоса, видовое богатство, эстиматоры, кривые накопления видов, Черное море.

### **Введение**

Видовое богатство и его количественное изменение является важной характеристикой любого биологического сообщества, которая может быть использована при интегральной оценке его состояния в разных условиях обита-

© А.Н. Петров, Е.Л. Неврова, 2012

ния и для расчета различных биотических индексов (Sanders, 1968; Colwell, Coddington, 1994; Gaston, 1996; Gray, 2000).

Значимой и одной из недостаточно исследованных проблем диатомологии является сравнительная количественная оценка видовой структуры таксоцена в экологически гетерогенных биотопах. Под таксоценом понимается совокупность организмов одного таксона, обитающих в одном биотопе и обладающих структурой доминирования, которая возобновляется каждый год (Chodorowski, 1960). При изучении разнообразия диатомовых водорослей важным методическим аспектом выступает оценка зависимости между определенным количеством отобранных проб и числом обнаруженных в них видов. Представляется очевидным, что чем больше проб анализируется, тем большее число видов может быть выявлено. В реальных условиях, однако, на данном полигоне всегда отбирается какое-то минимально приемлемое количество проб (зачастую, субъективно определяемое исследователем), что связано с объективными ограничениями возможностей исследователя при отборе и последующей камеральной обработке проб. На практике общее число отбираемых проб донных диатомовых водорослей в пределах отдельного полигона, как правило, редко превышает 15–20 проб, а зачастую выводы о видовой структуре и разнообразии таксоцена приходится делать на основе обработки лишь 3–5 проб (Watanabe et al., 1988; Izsak, Price, 2001; Petrov, Nevrova, 2007). Несомненно, что установление полного видового состава таких микрообъектов, как диатомовые водоросли, едва ли возможно даже при обработке достаточно большого объема проб. В таком случае, оценка ожидаемого видового богатства проводится на основе расчета прогностических алгоритмов (эстиматоров) (Colwell, Coddington, 1994; Walther, Morand, 1998; Foggo et al., 2003).

Цель данной работы – сравнительный прогноз ожидаемого уровня видового богатства донных диатомовых на нескольких полигонах Юго-Западного Крыма на основе нескольких алгоритмов оценки и определение точности каждого из этих эстиматоров; расчет оптимального соотношения между минимальным числом проб и получением наибольшей информации о видовом богатстве таксоцена на определенном полигоне.

### Материалы и методы

Для прогностической оценки ожидаемого количества видов, которые могут быть выявлены при изучении определенного числа проб ( $n$ ), использованы данные по видовому составу *Bacillariophyta* на 93 станциях. Пробы собраны в 1996–2009 гг. у побережья Юго-Западного Крыма (Черное море), на песчано-илистых субстратах в диапазоне глубин 6–48 м. Исследованиями были охвачены бухты Севастопольская, Балаклавская, Карантинная и Ласпи, а также приустьевые акватории у мест впадения рек Бельбек и Черная (Инкерман) (рис. 1).

Пробы (в двух повторностях на каждой станции) взяты при помощи мейобентосной трубки ( $S = 15,9 \text{ см}^2$ ) из верхнего (2–3 см) слоя рыхлого

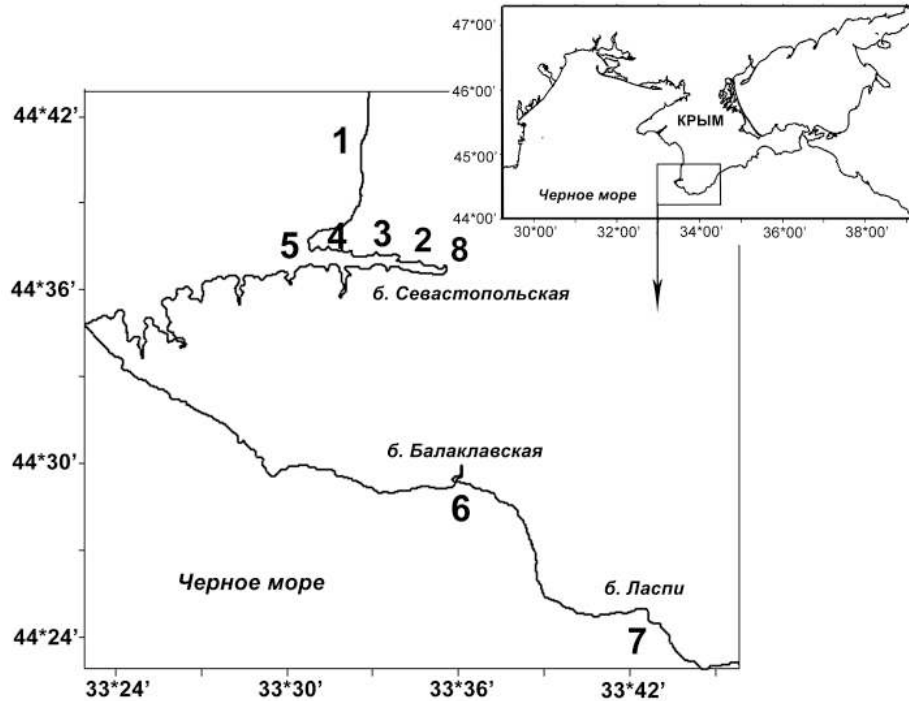


Рис. 1. Карта-схема отбора проб диатомовых водорослей бентоса на полигонах вдоль побережья ЮЗ Крыма. 1 – Бельбек; 2–4 – участки б. Севастопольской (2 – внутренняя, 3 – средняя, 4 – внешняя); 5 – б. Карантинная; 6 – б. Балаклавская; 7 – б. Ласпи; 8 – Инкерман

грунта, поднятого дночерпателем Петерсена либо непосредственно с поверхности дна с помощью водолаза. Для более полного отделения эпипелона и эпипсаммона грунт обрабатывали ультразвуком в течение 20 мин. Количественный учет клеток из каждой пробы осуществлен в камере Горяева (объем  $7 \times 10^{-3}$  мл) под микроскопом Zeiss Axiostar+ ( $\times 400$ ), в трех повторностях, с дальнейшим пересчетом на  $1 \text{ см}^2$  поверхности субстрата. Минимальная расчетная численность видов в пробах составила  $250 \text{ экз.} \cdot \text{см}^{-2}$ , условная численность видов, не встреченных в ходе количественного учета в камере Горяева, но отмеченных далее в постоянных препаратах –  $10 \text{ экз.} \cdot \text{см}^{-2}$  (Петров и др., 2005). Полное таксономическое определение диатомовых водорослей, включая массовые виды, выявленные при просмотре пробы в камеры Горяева, а также редкие и уникальные, не вошедшие в количественный учет, но обнаруженные в постоянных препаратах, выполнено при помощи микроскопов Zeiss Axiostar+ и Nikon Eclipse E600 ( $\times 1000$ ). Препараты изготовлены по стандартной методике холодного сжигания в кислотах (Диатомовые ..., 1974). При идентификации водорослей использовали определители (Диатомовый ..., 1950; Прошкина-Лавренко, 1963; Гусяков и др., 1992;

Witkowski et al., 2000; Algae ..., 2009; Levkov, 2009; и др.). Систематическое разнообразие *Bacillariophyta* приведено по системе Раунд Ф. и др. (Round et al., 1990), с учетом других источников (Fourtanier, Kociolek, 1999, 2011; Witkowski et al., 2000).

Прогностические расчеты ожидаемого числа видов проведены на основе широко применяемых алгоритмов экстраполяции видового богатства (в дальнейшем – эстиматоров) из групп Chao и Jack-knife (Chao, 1987; Colwell, Coddington, 1994; Walther, Martin, 2001; Foggo et al., 2003), формулы расчета которых включены в статистический пакет PRIMER v5.2 (Clarke, Gorley, 2001), а также графического  $S_{\infty}$ -метода, основанного на алгоритмах регрессионного анализа (Karakassis, 1995; Ugland, Gray, 2004).

В последнем методе расчет максимально ожидаемого числа видов ( $S_{\text{exp}}$ ) основан на определении теоретического верхнего предела (асимптоты) для кривой накопления видов по усредненным значениям из 1000 случайных перестановок (метод рандомизации), когда при бесконечно большом числе отобранных проб две последовательные пробы показывают одинаковое накопленное число видов. Прогнозируемое число видов, т.е. значение такой асимптоты, рассчитывается путем решения линейного уравнения зависимости предельного числа накопленных видов в  $K$  пробах ( $S_{\text{obs}(k)}$ ) от их числа в  $K + 1$  пробах ( $S_{\text{obs}(k+1)}$ ) относительно параметров уравнения  $Y = X$ , являющегося биссектрисой 1-й координатной четверти. Дальнейшее развитие данного алгоритма расчета видового богатства (использованное также в нашей работе) предусматривает учет различного интервала (sampling lag) между парами проб вдоль их исходной последовательности, т.е. построения серии регрессионных зависимостей  $S_{\text{obs}(k)} = f(S_{\text{obs}(k+n)})$ , где  $k = 1, \dots, n-1$  для разной ширины интервала (Rumohr et al., 2001). Такие методические дополнения позволяют повысить точность определения максимально ожидаемого числа видов, хотя и требуют обработки более значительного числа исходных проб (Foggo et al., 2003).

Другие алгоритмы экстраполяции видового богатства, Chao-1 и Chao-2, позволяют проводить оценку ожидаемого числа видов на основе сравнительно небольшого числа проб (Chao, 1984, 1987; Ugland, Gray, 2004). Оба эстиматора рассчитываются по общей формуле:

$S_{\text{total}} = S_{\text{obs}} + (a^2/2b)$ , где  $S_{\text{total}}$  – предсказанное общее видовое богатство,  $S_{\text{obs}}$  – найденное число видов в изучаемом массиве проб,  $a$  – число видов, представленных 1 экз. (виды-синглтоны в Chao-1) и число видов, встреченных только в 1 пробе (уникальные виды в Chao-2). Коэффициент  $b$  – число видов, имеющих численность 2 экз. (в Chao-1) или число видов, встреченных только в 2 пробах (Chao-2). Поскольку в наших пробах наименьшая численность клеток диатомовых водорослей составляла  $10 \text{ экз.}\cdot\text{см}^{-2}$ , то кривая Chao-1 сливается с кривой накопления выявленных видов (т.е.  $S_{\text{total}} = S_{\text{obs}}$ ), и в анализе использован только эстиматор Chao-2.

В основе эstimаторов серии Jackknife лежит учет ожидаемого числа редких видов:  $S_{total} = S_{obs} + Q \cdot (m-1/m)$ , где  $Q$  – число видов, отмеченных однократно в рассмотренных пробах,  $m$  – общее число взятых проб (Heltshе, Forester, 1983; Colwell, Coddington, 1994). Данный алгоритм оценки дает удовлетворительные результаты при учете сравнительно небольшого числа проб и ранее успешно применялся для анализа данных по морскому бентосу (Rumohr et al., 2001; Foggo et al., 2003).

Для оценки точности эstimаторов по степени отклонения числа видов, определенных расчетным путем, от фактически выявленного их числа в конечном множестве проб (т.е. определение «недооцененности» или «переоцененности» истинного видового богатства), рассчитаны относительная ошибка (relative error, RE) и относительное квадратичное отклонение (squared relative deviation, SRD) (Cogalniceanu et al., 2009):

$$RE = \frac{S_{est} - S_{obs}}{S_{obs}}; \quad (1)$$

$$SRD = (RE)^2, \quad (2)$$

где  $S_{est}$  – ожидаемое число видов, полученное на основе расчета эstimатора,  $S_{obs}$  – реальное видовое богатство, рассчитанное по верхнему пределу асимптоты накопления видов для множества от 1 до  $n$  проб с учетом многократных случайных перестановок, RE – показатель относительного отличия между величинами ожидаемого и реально встреченного числа видов при рассмотрении разного множества проб, а SRD – показатель степени близости расчетной величины к реальному числу видов, безотносительно знака отклонений, т.е. является мерой погрешности функции оценки (Brose et al., 2003).

Сравнительная оценка надежности расчета видового богатства была также проведена на основе расчета параметров смещения (bias) и точности (precision). Первый из них позволяет определить, наблюдается ли постоянная недооценка (или переоценка) общего видового богатства в ходе применения каждого из эstimаторов, а второй – оценить степень близости расчетной кривой к реальному числу видов вдоль всей последовательной шкалы проб:

$$Bias = \sum \left( \frac{E_j - A_j}{(A_j \cdot n)} \right); \quad (3)$$

$$Precision = \sum \left[ \frac{(E_j - A_j)^2}{(A_j)^2 \cdot n} \right], \quad (4)$$

где  $j$  – индекс, который может изменяться от 1 до  $n$ ;  $n$  – общее количество рассмотренных проб;  $E_j$  – значение видового богатства, полученное по соответствующему эstimатору,  $A_j$  – число видов, определенное по асимптоте кумуляты видового богатства для  $j$  проб (Walther, Morand, 1998; Walther, Martin, 2001). «Хороший» эstimатор должен характеризоваться малыми (близкими к нулю) величинами параметров смещения и точности.

Сравнение проб по уровню видового богатства диатомовых, расчет которого основан на различном характере ожидаемого накопления видов в разных по числу клеток выборках, случайным образом многократно отобранных из всего множества особей в полной пробе, выполнено на основе метода «разрежения» (rarefaction) (Hurlbert, 1971; Soetaert, Neir, 1990).

Распределение донных диатомовых водорослей в пределах полигона установлено путем расчета численности и числа видов на каждой станции. Для характеристики структуры таксоценоза применены алгоритмы многомерного статистического анализа (пакеты PRIMER v5.2 и STATISTICA v5.5). Сходство станций оценено на основе иерархической кластеризации и ординации (программы CLUSTER и MDS) (Clarke, Gorley, 2001). Сходство видовой структуры между станциями оценено по коэф. Брэй-Куртиса с расчетом средне-групповой связи, на основе матрицы численности диатомовых, трансформированной в степени 0,25.

### Результаты и обсуждение

Для оценки зависимости между уровнем выявленного видового богатства донных диатомовых и числом проб использованы результаты анализа проб, выполненных в прибрежных районах ЮЗ Крыма на 93 станциях. Рассмотрение разнообразных биотопов позволяет учитывать в анализе экологически обусловленные изменения видового состава таксоценозов, что подразумевает большую объективность последующих выводов. Всего на 93 станциях встречено 433 вида и ввт донных диатомовых. Для дальнейшего анализа обширная акватория Севастопольской бухты (площадь около 8,3 км<sup>2</sup>) была разделена на 3 отдельные части (внутренняя, средняя, включая Южную бухту, и внешняя), которые значительно различались по основным абиотическим параметрам (глубина, грансостав грунта, pH, Eh, O<sub>2</sub> и др.), а также по уровню накопления в донных отложениях тяжелых металлов и органических поллютантов (ПХБ, ПАУ, пестициды). Такое пространственное подразделение акватории применено на основе результатов ранее выполненного анализа по изучению влияния ключевых абиотических факторов на особенности структуры таксоценоза диатомовых водорослей Севастопольской бухты (Петров и др., 2005). Число исследованных станций на каждом полигоне, фактические показатели видового богатства и оценка ожидаемого количества видов диатомовых на основе применения различных эстиматоров представлены в табл. 1.

Применение эстиматоров предполагает, что результаты прогностической оценки видового богатства должны показывать более высокие значения по отношению к фактически найденному в пробах числу видов, что соответствует данным, представленным в табл. 1. Ожидаемый уровень видового богатства, полученный на основе метода S<sub>∞</sub>, наиболее сходен с реально обнаруженным числом видов, принятым за 100 %, и составляет 101–119 % для разных полигонов. Остальные алгоритмы

оценки дают более завышенные результаты по отношению к реально выявленному числу видов на каждом из полигонов (Chao – на 21–70 %, Jack-knife – на 23–58 %).

Таблица 1

**Реальные и расчетные показатели видового богатства бентосных диатомовых водорослей на исследованных полигонах**

Полигон	Число станций	Число видов ( $S_{obs}$ )	$S_{\infty}$	Chao-2	Jack-knife-1	Jack-knife-2
б. Балаклавская	16	191	200,8	259,4	250,1	281,5
б. Карантинная	13	132	136,5	159,5	163,4	175,9
б. Ласпи	18	202	204,6	249,0	253,0	275,1
Бельбек	9	244	269,0	330,0	321,3	359,1
Инкерман	6	116	138,2	197,3	158,5	184,0
б. Севастопольская (внутр. часть)	7	101	107,2	122,0	125,9	134,7
б. Севастопольская (ср. часть)	14	146	152,0	194,7	185,9	207,8
б. Севастопольская (внешн. часть)	10	127	133,2	172,1	161,2	180,2
Всего на полигонах ЮЗ Крыма	93	433	412,6	541,7	531,9	585,3

Во многих работах, где применены эстиматоры, показано, что точность оценки ожидаемого числа видов ( $S_{exp}$ ) возрастает прямо пропорционально числу рассмотренных проб (Colwell, Coddington, 1994; Ugland et al., 2003; и др.). С увеличением числа проб асимптота параметра  $S_{exp}$  приближается к уровню реально выявленного числа видов  $S_{obs}$ , безотносительно того, наблюдается ли переоценка/недооценка истинного видового богатства (Smith, van Belle, 1984). Также установлено, что достаточный уровень точности оценки ожидаемого видового богатства достигается при рассмотрении более 30–40 % общего числа проб в их рандомизированном ряду (от 1 до 100). В начальной части ряда (при числе проб менее 20 %) эстиматоры дают значительную недооценку истинного числа видов. При этом приемлемым уровнем точности признан тот, когда значение асимптоты эстиматора (если таковая вообще существует, что выполняется далеко не всегда) превышает реально выявленное видовое богатство не более чем на 20 % (Walther, Martin, 2001). Применительно к разным группам морского бентоса выявлено, что при рассмотрении небольшого числа проб все эстиматоры, особенно относящиеся к группе Chao, могут давать некоторую переоценку реально выявленного числа видов (Foggo et al., 2003). При учете достаточно большого числа проб наиболее точная оценка ожидаемого видового богатства получена по алгоритму Каракассиса  $S_{\infty}$ , хотя в данном случае отмечена некоторая недооценка числа видов относительно реальных данных. В других рабо-

тах (Smith, van Belle, 1984; Uglund, Gray, 2004), где сравнивались эstimаторы Chao и  $S_{\infty}$ , также отмечено, что оба эти алгоритма могут недооценивать ожидаемое видовое богатство, особенно при учете большого числа проб. Учитывая эти данные, можно заключить, что применительно к анализу видового богатства диатомовых (когда, зачастую, число проб невелико) эstimатор  $S_{\infty}$  дает наиболее близкие к реально выявленным ( $S_{obs}$ ) значения ожидаемого числа видов ( $S_{exp}$ ). В нашем случае при анализе 10–15 проб расчетные значения  $S_{exp}$  превышают  $S_{obs}$  не более чем на 10–13 %, что в целом соответствует среднему уровню точности прогностических оценок для различных групп бентоса.

Результаты многомерной ординации станций (по коэф. Брей-Куртиса) показали относительную визуальную близость (для уровня сходства около 25 %) во взаиморасположении станций из бухт Севастопольской и Балаклавской при проецировании соответствующих точек на ординационную плоскость (рис. 2). Пространственно компактное взаимоположение проекций точек отмечено также для станций, выполненных в бухтах Ласпи и Карантинной. Несколько обособленно расположены станции на приустьевом полигоне р. Бельбек. Однако достаточно высокое значение функции стресса (0,19) не позволяет говорить о полном соответствии между визуальной близостью во взаиморасположении групп станций на графике и их реальным сходством по видовому составу. Высокий показатель стресса свидетельствует также и об отсутствии серийности в распределении станций вдоль какого-либо экологического градиента, что позволило нам проводить дальнейший анализ кумулятивных кривых видового богатства, как по отдельным прибрежным полигонам, так и на основе объединения всех 93 станций в единую последовательность.

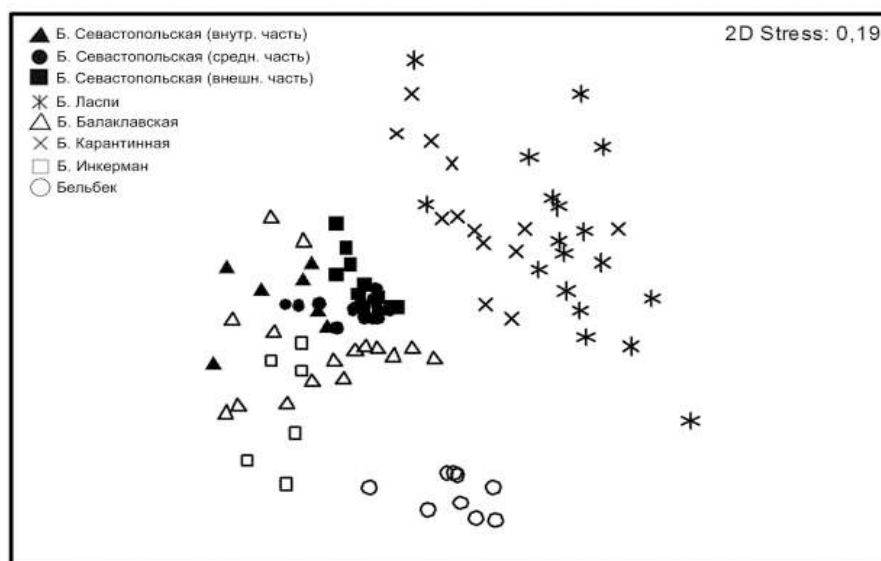


Рис. 2. Результаты MDS-ординации 93 станций (по трансформированной в степени 0,25 матрице сходства численности диатомовых)



Для каждого полигона построены зависимости среднеожидаемого накопления новых видов ( $S_{exp}$ ) с увеличением числа станций (рис. 3).

Наиболее быстрый прирост ожидаемого числа видов с увеличением числа станций (кривая накопления) выявлен для приустьевых полигонов р. Бельбек. Общее число видов (244), обнаруженное на 9 станциях, составляет 56 % полного списка видов для всех 93 станций.

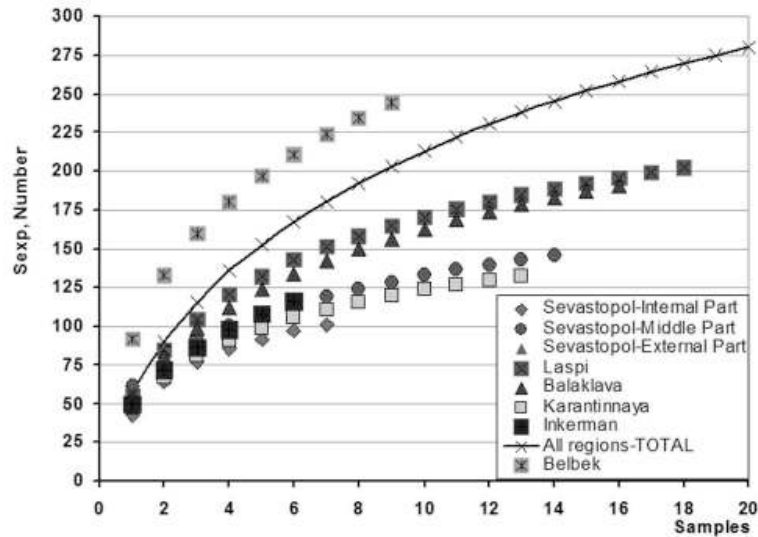


Рис. 3. Кумулятивные кривые расчетно-ожидаемого прироста числа видов  $S_{exp}$  (по методу рандомизации) для отдельных полигонов ЮЗ Крыма с разным количеством станций (от 7 до 18) и усредненная кривая, построенная для возрастающей последовательности с учетом всех полигонов (93 станции)

Кумулятивные кривые, соответствующие остальным полигонам, имеют более пологий вид и меньшее число выявленных видов, несмотря на большее число проанализированных проб. Близкий характер накопления видов с увеличением числа проб выявлен для полигонов бухт Ласпи и Балаклава, а также для группы полигонов, в которую вошли все части б. Севастопольской, Карантинной и Инкерман, при том, что число проб и количество видов, обнаруженных на каждом из полигонов этой группы, очень различались (см. табл. 1). Достижение горизонтальной асимптоты при накоплении ожидаемого числа видов не выявлено ни для одного из полигонов. Это свидетельствует о том, что реальное число видов, полученное при анализе проб на полигонах, значительно ниже ожидаемого видового богатства, полученного при использовании алгоритмов экстраполяции.

Кумулята, обобщающая результаты по всем 93 станциям и нивелирующая биотопические различия между отдельными полигонами, также представлена на рис. 3. На основе этой кривой рассчитаны параметры общей зависимости между числом проб ( $X$ ) и долей выявленных видов ( $Y$ , % всего списка видов, встреченных у побережья ЮЗ Крыма). Дан-

ная зависимость ( $Y = 21,434 \cdot \ln(x) + 1,885$ ) надежно описывается лог-уравнением (коэф. корреляции 0,99). Параметры уравнения рассчитаны по данным для всех 93 станций. Однако на рис. 4 представлена только часть шкалы (от 1 до 20), поскольку в реальных полевых исследованиях донных диатомовых число проб редко превышает 20, а зачастую ограничено 7–10.

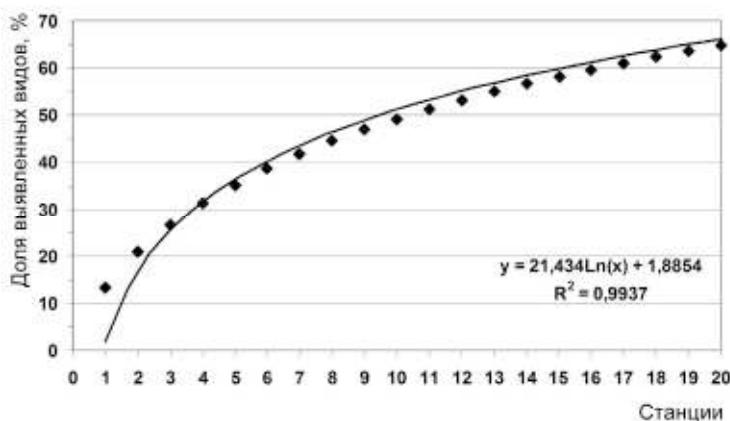


Рис. 4. Доля выявленных видов (в % от 433 видов) в зависимости от числа проб. Параметры уравнения рассчитаны для всех полигонов (93 станции)

Результаты показали, что при рассмотрении любых 10 проб (в рандомизированном ряду), взятых на песчано-илистых грунтах, теоретически можно обнаружить около 50 % всех видов донных диатомовых (433), реально найденных в регионе ЮЗ Крыма (при допущении равной вероятности встречи в пробе любого вида). Для выявления 67 % видового богатства должно быть проанализировано не менее 20 проб, а для выявления 80 % — около 40 проб.

Для других акваторий, где количество взятых проб и общий список найденных видов иной, зависимость, описывающая характер накопления новых видов, также будет характеризоваться иными параметрами, хотя достаточно сходные результаты оценки доли найденных видов от максимально ожидаемого их числа при разном количестве проб получены и другими исследователями. Так, например, результаты оценки ожидаемого видового богатства зообентоса на шельфе Норвегии и в прибрежных водах Гонконга показали, что 50 % видов могут быть найдены при анализе, соответственно, 12 и 16 % общего числа взятых проб (101). Для выявления 80 % видов (из всего обнаруженных 809 — для Норвегии и 386 — для Гонконга) требуется, соответственно, рассмотрение 50 и 60 % общего числа проб (Ugland et al., 2003). По итогам методически сходного анализа 70 макробентосных проб с одного полигона (Северное море) показано, что изучение первых 7 проб (10 %) позволяет выявить около 50 % найденных на полигоне видов, а выявление 80 % видов тре-

бует рассмотрения не менее 26 проб (или 37 % их общего числа) (Rumohr et al., 2001).

Сравнительная оценка различий уровня видового богатства диатомовых на разных полигонах проведена также на основе метода «разрежения» с расчетом ожидаемого числа видов, встреченных в ряду условных подмножеств, состоящих из разного числа клеток (10, 20, ..., 500), случайным образом отобранных из множества особей, подсчитанных в полной пробе.

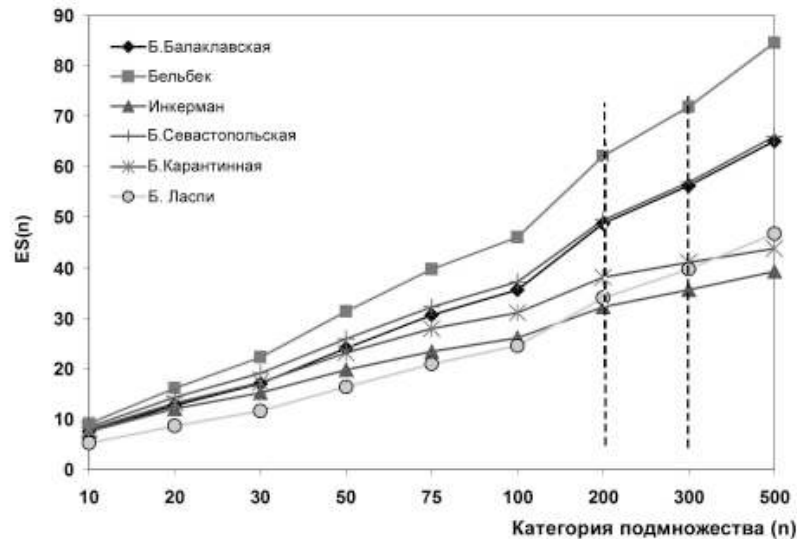


Рис. 5. Изменение ожидаемого числа видов  $ES(n)$  для разных полигонов ЮЗ Крыма в зависимости от размера условных подмножеств, состоящих из разного числа особей ( $n$ )

Результаты показали, что для полигона у р. Бельбек кривая изменения ожидаемого числа видов ( $S_{exp}$ ) в подмножествах, состоящих из различного числа особей, расположена на графике выше (рис. 5). Для этого полигона ожидаемое число видов в условных подмножествах из 200, 300 и 500 клеток составляет, соответственно, 62,1, 71,9 и 84,5. Эти данные свидетельствуют о высокой видовой насыщенности таксоценона диатомовых на этом полигоне, возможно, за счет привнесения ряда видов с водами р. Бельбек и сравнительно слабого загрязнения грунтов на данном участке прибрежной акватории. Более низкие (и очень близкие между собой) значения  $S_{exp}$  в разновеликих по численности подмножествах получены для таксоценов Севастопольской и Балаклавской бухт. Ожидаемое число видов в подмножествах из 200, 300 и 500 клеток составляет, соответственно,  $49,2 \pm 0,4$ ;  $56,6 \pm 0,1$  и  $65,5 \pm 0,2$ . К последней группе (с наиболее низкой видовой насыщенностью) относятся полигоны бухт Ласпи, Карантинная и Инкерман, где показатель  $S_{obs}$  в подмножествах

из 200, 300 и 500 особей составляет, соответственно,  $34,8 \pm 2,3$ ;  $38,7 \pm 1,9$  и  $43,2 \pm 2,8$  (см. рис. 5).

Таким образом, различные биотопические условия, включая уровень техногенного загрязнения на отдельных полигонах, могут обуславливать разный характер зависимости выявления новых видов с увеличением числа проб и, в конечном счете, определять особенности структуры таксоцены диатомовых.

Кумулятивная кривая, описывающая изменения реально выявленного числа видов диатомовых ( $S_{obs}$ ) в зависимости от числа проб, монотонно возрастает, не достигая горизонтальной асимптоты, вплоть до конечных значений на шкале (93) (рис. 6). Ожидаемое число видов, рассчитанное по алгоритмам Chao и Jack-knife, значительно превышает реальные данные видового богатства, особенно при малом числе проб (менее 10–12). Начиная с уровня 10–12 проб, кумуляты, соответствующие этим эстиматорам, проходят параллельно кривой накопления фактического числа видов без последующего приближения к горизонтальной асимптоте вдоль всей шкалы числа станций. Кумулята показателя  $S_{\infty}$  расположена значительно ближе к кумуляте реального числа видов. Примерно до уровня 40 проб она показывает несколько завышенную оценку видового богатства, а в последующей части ряда (40–93) – немного заниженную (на 3–5%) по отношению к фактическому числу видов (см. рис. 6).

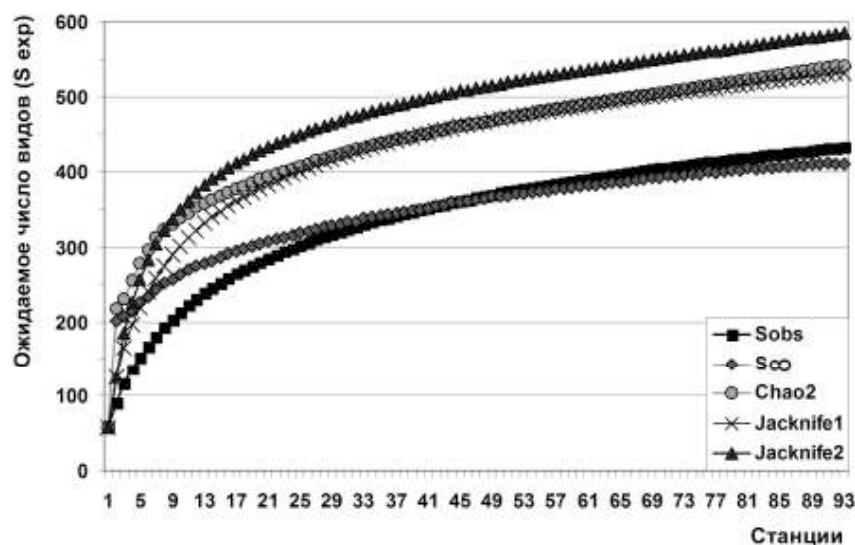


Рис. 6. Кумулятивные кривые ожидаемого числа видов диатомовых ( $S_{exp}$ ) для ЮЗ Крыма, построенные с учетом рандомизации всех 93 проб для фактического найденного в пробах числа видов ( $S_{obs}$ ), а также на основе расчетов 4 эстиматоров ( $S_{\infty}$ ; Chao-2; Jack-knife-1 и Jack-knife-2)

Ранее было показано (Hellmann, Fowler, 1999), что эstimаторы bootstrap, Jack-knife-1 и 2 могут применяться для компенсации недооценки ожидаемого видового богатства, выявленного на основе прямого учета видов при разном количестве проб. Для малого числа проб (менее 25 % общего числа) эти алгоритмы также недооценивают видовое богатство, но наименьшую ошибку показывает Jack-knife-2. При рассмотрении большего числа проб (более 50 % общего числа) эти прогностические методы дают некоторую переоценку ожидаемого числа видов, хотя и в этой части ряда наиболее точным является Jack-knife-2.

Учитывая возможность данных отклонений, нами выполнена оценка точности применения всех упомянутых эstimаторов в зависимости от особенностей биотопа и числа станций (или проб).

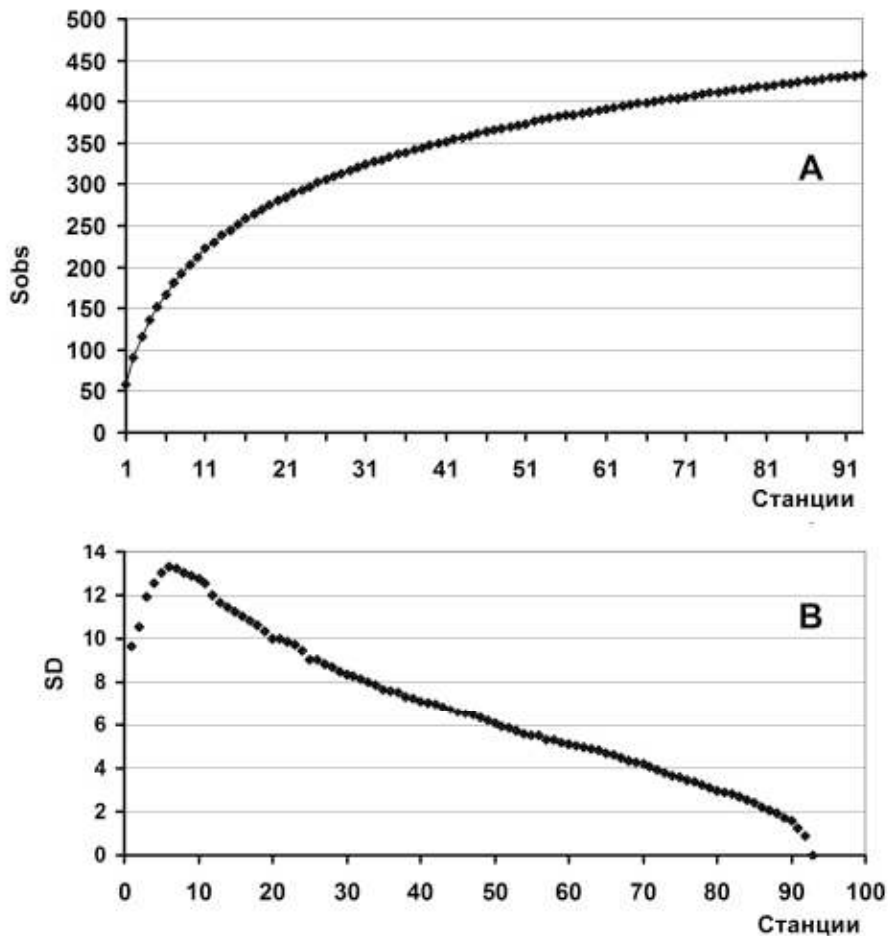


Рис. 7. Кривые накопления числа видов диатомовых ( $S_{obs}$ ), фактически встреченных у побережья ЮЗ Крыма (A), и изменения величины стандартного отклонения (SD) среднеожидаемого числа выявленных видов (B), рассчитанные с учетом рандомизации для возрастающего ряда числа проб

На рис. 7 приведены кривые, описывающие реальный ход накопления числа видов и изменение величины его стандартного отклонения (SD) в зависимости от возрастающего числа проб. Показано, что при малом числе взятых проб расчетные значения ожидаемого видового богатства могут значительно варьировать (высокие значения SD), но начиная с уровня 18–20 проб (21 %) наблюдается монотонное снижение стандартного отклонения, т.е. сужение диапазона вариальности значений среднеожидаемого числа видов.

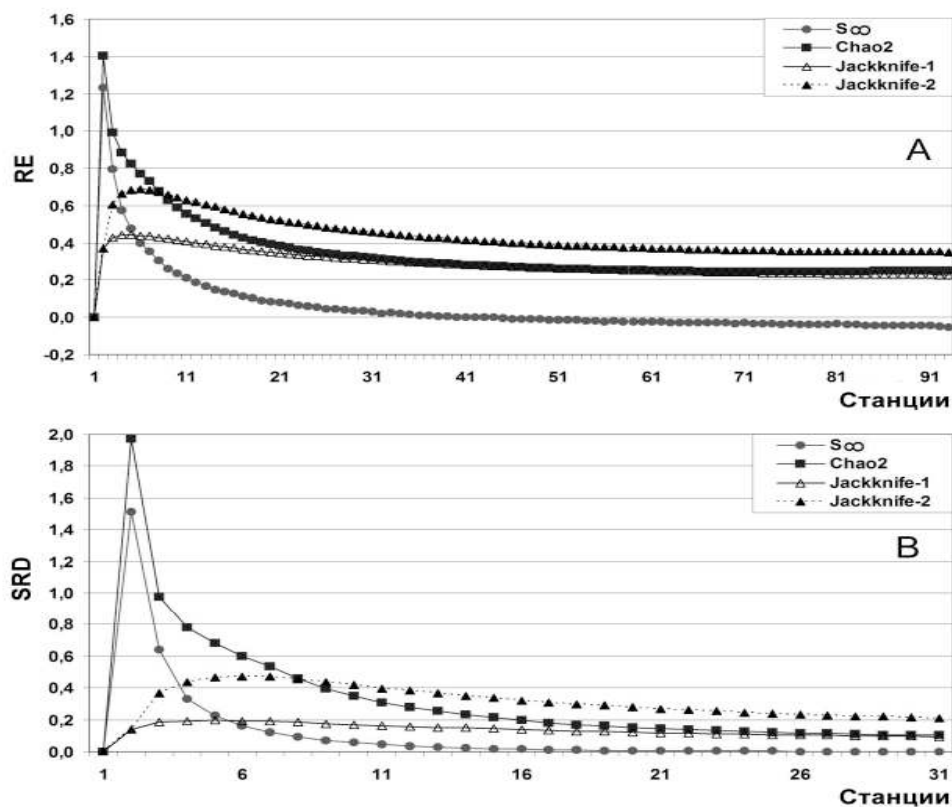


Рис. 8. Оценка погрешности значений эstimаторов ( $S_{\infty}$ , Chao-2, JN-1 и JN-2) на основе показателей относительной ошибки (RE) (A) и квадратичного отклонения (SRD) (B). На графике RE приведены данные для всех 93 проб, а на графике SRD – для первых 30 проб (для большей наглядности)

Оценка погрешности результатов нескольких эstimаторов, рассчитанная на основе показателей RE и SRD для всего ряда проб (93), представлена на рис. 8. Видно, что при рассмотрении небольшого числа проб (4–6) все эstimаторы дают очень высокую ошибку в определении ожидаемого числа видов (пики на кривых RE и SRD). С увеличением числа рассмотренных проб (15–20 и более) алгоритмы Chao и Jack-knife показывают снижение величин относительной ошибки  $S_{exp}/S_{obs}$  и сближение этих кривых с условной горизонтальной асимптотой на уровне

0,15–0,25. Для эstimатора  $S_{\infty}$  графики значений относительной ошибки RE и SRD с увеличением числа проб ( $n$ ) показывают монотонное приближение к нулевому значению горизонтальной асимптоты. Начиная с уровня  $n$ , равного 7–8, ожидаемое число видов в таксоцене оценивается довольно точно.

В методически сходной работе по оценке видового и родового богатства водных хирономид (Cogalniceanu, 2009) на основе 7 непараметрических эstimаторов, включая Chao и Jack-knife, также показано, что все эти прогностические алгоритмы значительно переоценивают ожидаемое число видов. При этом наибольшая точность оценки может быть достигнута только при рассмотрении большого числа проб. Наиболее высокие значения параметров относительной ошибки (RE и SRD) были выявлены для Chao-1, затем, по нисходящей, для Chao-2, Jack-knife-1 и Jack-knife-2.

Сходный характер зависимости точности оценки  $S_{exp}$  при разном числе проб на основе значений SD также был выявлен при сравнительном изучении видового богатства сообществ зообентоса в двух шельфовых районах (Ugland et al., 2003). Начиная с уровня 20 % общего числа проб отмечено снижение значений на графиках SD (вплоть до 0). Из этого следует, что наиболее точные результаты оценки ожидаемого видового богатства района могут быть получены лишь при изучении достаточно большого числа проб, собранных в экологически гетерогенных биотопах.

Результаты расчетов соотношения  $S_{exp}/S_{obs}$  для последовательных серий проб, взятых на 4 отдельных полигонах (бухты Карантинная, Ласпи, а также средняя и внешняя части Севастопольской) показали, что при малом числе проб в ряду все эstimаторы дают завышенную оценку (в 1,3–1,8 раза) ожидаемого числа видов диатомовых. С увеличением числа рассмотренных проб значение  $S_{exp}$  постепенно приближается к реальному найденному числу видов. Близкие значения отношения  $S_{exp}/S_{obs}$ , рассчитанные на основе разных эstimаторов, получены для бухт Карантинной и Ласпи, а также для средней и внешней частей б. Севастопольской. Такие результаты могут определяться условиями обитания и, как следствие, сходством видовой структуры таксоценов на этих парах полигонов. На ординационной плоскости (MDS) точки, соответствующие пробам с упомянутых полигонов, также расположены более компактно между собой, в соответствии со степенью сходства по численности видов диатомовых (см. рис. 2).

Результаты оценки надежности прогностических алгоритмов (эstimаторов) на основе применения параметров смещения и точности представлены в табл. 2. Из нее видно, что наибольшее отклонение значений обоих параметров наблюдается при рассмотрении первых 19 проб (20 %) в полном рандомизированном ряду из 93 проб. Все эstimаторы дают очень завышенную оценку, по сравнению с реальным видовым богатством. При рассмотрении средней части ряда из 20–58 проб (21–60 %),

значения обоих параметров сильно уменьшаются. Наиболее точную оценку получаем при использовании эstimатора Каракассиса ( $S_{\infty}$ ).

Таблица 2

Сравнительная оценка надежности 4 эstimаторов на основе расчета параметров смещения и точности для разных частей возрастающего ряда числа проб

Ряд последовательного увеличения числа проб	$S_{\infty}$	Chao-2	Jackknife-1	Jackknife-2
Параметр смещения (bias)				
Первые 20 % числа проб в ряду	1,416	2,138	1,022	1,458
Последующие пробы (21–60 %)	0,032	0,355	0,340	0,505
Последующие пробы (61–100%)	-0,017	0,126	0,121	0,181
Весь ряд (1–100 %)	1,432	2,620	1,483	2,145
Параметр точности (precision)				
Первые 20 % числа проб в ряду	1,181	2,088	0,421	0,884
Последующие пробы (21–60 %)	0,002	0,115	0,104	0,231
Последующие пробы (61–100%)	0,001	0,031	0,029	0,065
Весь ряд (1–100 %)	1,184	2,235	0,554	1,181

Наконец, при рассмотрении последней части ряда из 59–93 проб (61–100 %) результаты всех алгоритмов наиболее точно оценивают ожидаемое число видов. По сравнению с остальными, оценочная функция  $S_{\infty}$  дает наименьшую погрешность для обоих параметров, с незначительной недооценкой (-0,017) реально выявленного видового богатства. При рассмотрении всего ряда из 93 проб самые низкие средние значения параметра смещения также получены для эstimатора  $S_{\infty}$ , а по параметру точности наиболее близкий результат прогностической оценки видового богатства дает Jack-knife-1.

Методически сходная работа посвящена определению оптимального соотношения между различным числом проб и уровнем выявленного видового богатства орнитофауны (Walther, Martin, 2001). Результаты оценки надежности 19 эstimаторов на основе параметров смещения и точности, рассмотренных применительно к разным частям рандомизированного ряда проб, показали, что для первых 25–30 % проб в ряду большинство эstimаторов в значительной мере недооценивали фактическое число видов. Сравнительно с остальными, наибольшей точностью (в порядке убывания) характеризовались алгоритмы Chao-2, Chao-1, Jack-knife-2 и Jack-knife-1 (эstimатор  $S_{\infty}$  в данной работе не был использован). Для последней части ряда, содержащей 40–100 % проб, наименьшей погрешностью, наряду с некоторой переоценкой фактического числа видов, также характеризовались Chao-1 и Chao-2. Погрешность оценки на основе Jack-knife-1 и Jack-knife-2 оказалась значительно выше. Авторами было предложено рассматривать оба эstimатора Chao в качестве наиболее точных прогностических методов, для которых характерны наименьшие значения пара-



метров смещения и точности. Менее надежными (но более точными по сравнению с остальными эстиматорами) было предложено считать Jack-knife-2 и Jack-knife-1 (Walther, Martin, 2001).

Следует признать, 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 (Smith, van Belle, 1984; Colwell, Coddington, 1994; Hellmann, Folwer, 1999). Тем не менее, как утверждают некоторые исследователи (Walther, Moore, 2005), непараметрические эстиматоры групп Chao и Jack-knife в целом можно считать наиболее достоверными при оценке ожидаемого видового богатства.

Выводы указанных выше авторов были получены для других групп биоты. Применительно к донным диатомовым (как показано выше), наиболее точные результаты, по сравнению с другими алгоритмами, дает эстиматор  $S_{\infty}$ , хотя при значительном числе проб (более 45–50) может наблюдаться недооценка реального видового богатства.

Как было показано ранее (Rumohr et al., 2001), точность оценки среднеожидаемого числа видов ( $S_{exp}$ ) при использовании эстиматора  $S_{\infty}$  может также зависеть от ширины интервала между взятыми попарно станциями (sampling lag) в их возрастающей последовательности. Результаты расчета  $S_{exp}$  донных диатомовых на полигонах ЮЗ Крыма на основе построения линейных регрессий при разной величине интервала представлены на рис. 9.

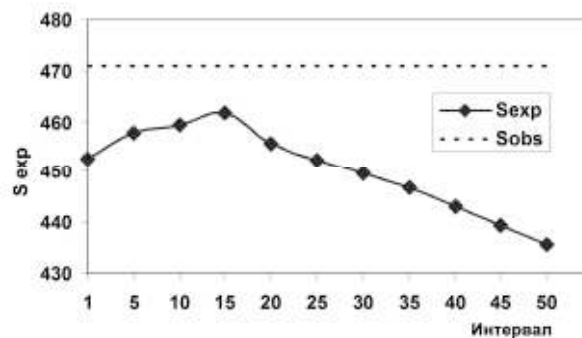


Рис. 9. Изменение ожидаемого числа видов диатомовых ( $S_{exp}$ ), рассчитанного с учетом разной ширины интервала между парами последовательно взятых проб при построении линейных регрессий  $S_{obs}(n) = f(S_{obs}(n+1))$  на основе эстиматора  $S_{\infty}$ . На графике для сравнения показано пунктиром общее число фактически выявленных видов ( $S_{obs} = 471$ )

Общее число рассмотренных нами проб составило 95 (в список были дополнительно включены 2 пробы, взятые на побережье южнее Баллаклары и севернее выхода из Севастопольской бухты). При этом общее

число фактически найденных видов диатомовых возросло до 471. Показано, что с увеличением ширины интервала от 1 до 15 наблюдается возрастание ожидаемого числа видов (при рассмотрении всей шкалы из 95 проб), при незначительной недооценке фактического видового богатства. Наиболее близкие значения  $S_{\text{exp}}$  (463) получены при ширине интервала 15. С увеличением интервала значения  $S_{\text{exp}}$  снижаются, т.е. уровень недооцененности видового богатства таксоцена повышается (см. рис. 9).

Расчет попарного сходства между станциями в их последовательном ряду (с учетом разной ширины интервала) позволяет также оценить наличие неоднородности в распределении ожидаемого видового богатства и разнообразия таксоцена в пределах полигона. В треугольной матрице сходства станций по численности (коэф. Брей-Куртиса) данные из первой субдиагонали будут соответствовать попарному сходству между станциями с интервалом 1 в их последовательности; данные из второй субдиагонали — соответственно интервалу 2 и т.д. Сопоставление усредненных по каждой субдиагонали данных дает информацию о возможном наличии тренда в распределении ожидаемого видового богатства. Уменьшение среднего коэффициента сходства между всеми парами станций при увеличении ширины интервала может указывать на наличие скрытого градиента, вдоль которого происходит изменение  $S_{\text{exp}}$  на полигоне (Rumohr et al., 2001). Соответственно, отсутствие отрицательного тренда в степени сходства с увеличением интервала позволяет предположить относительно однородный характер распределения видов. Такой подход был применен для оценки характера распределения ожидаемого видового богатства диатомовых на полигонах бухт Балаклавская и Карантинная (рис. 10).

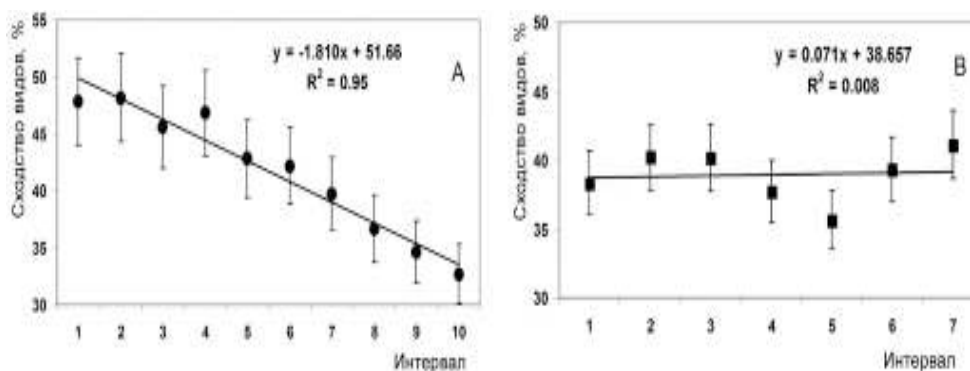


Рис. 10. Тренды в изменении среднего видового сходства ( $AvSim \pm SD$ ) для комбинаций попарно взятых проб при разной ширине интервала между их исходной последовательностью (A – б. Балаклавская, B – б. Карантинная)

Для полигона б. Балаклавской выявлен отрицательный линейный тренд ( $R^2 = 0,95$ ), что указывает на заметную неоднородность распределения  $S_{\text{exp}}$  при сопоставлении внутренней и внешней частей бухты. Воз-

можно, это обусловлено выраженным интегральным градиентом факторов (глубина, грансостав грунта, уровень техногенных поллютантов и др.) вдоль акватории бухты (Petrov et al., 2010). Напротив, для полигона б. Карантинной с увеличением ширины интервала не выявлено отрицательного тренда ( $R^2 = 0,01$ ). Это может указывать на отсутствие скрытого градиента, что определяет однородность распределения ожидаемого видового богатства при сопоставлении проб, отобранных в разных частях акватории бухты.

Полученные результаты позволяют достаточно точно спланировать минимальное число проб, необходимое для выявления наибольшей доли числа видов от ожидаемого уровня видового богатства бентосных диатомовых при исследовании новых биотопов у побережья Крыма со сходным типом грунта и диапазоном глубин.

### Выводы

Для 8 полигонов ЮЗ Крыма ожидаемый уровень видового богатства ( $S_{exp}$ ) донных диатомовых водорослей, оцененный на основе метода  $S_{\infty}$ , превышает реально обнаруженное на каждом из полигонов число видов не более чем на 10–13 %, что, в целом, соответствует среднему уровню точности прогностических оценок, полученных для иных групп бентоса. Эстиматоры Chao и Jack-knife дают завышенную оценку  $S_{exp}$ : Chao – на 21–70 %, Jack-knife – на 23–58 %.

Для приустьевого полигона р. Бельбек выявлен наиболее быстрый прирост  $S_{exp}$  с увеличением числа проб. Общее число видов (244), выявленное на 9 станциях, составляет 56 % полного списка видов, обнаруженных во всех 93 пробах, собранных в ЮЗ Крыму (433). Кривые накопления, соответствующие остальным полигонам, имеют более пологий вид и меньшее число выявленных видов, несмотря на большее число проанализированных проб.

Результаты оценки погрешности алгоритмов экстраполяции видового богатства, в зависимости от особенностей биотопа и числа проб, показали, что при рассмотрении небольшого числа проб (4–6) все эстиматоры дают завышенную оценку параметра  $S_{exp}$  (в 1,3–1,8 раза). С увеличением числа проб до 15–20 и более, алгоритмы Chao и Jack-knife показывают снижение величин относительной ошибки RE и SRD. Для метода  $S_{\infty}$  уровень  $S_{exp}$  оценивается довольно точно, начиная с 7–8 проб, хотя при их значительном числе (более 45–50) может наблюдаться некоторая недооценка реального видового богатства.

Определены параметры обобщенной log-зависимости между числом проб (от 1 до 93) и долей (%) общего числа видов донных диатомовых, зарегистрированных в прибрежных акваториях ЮЗ Крыма (433 вида и ввт). Рассчитано, что выявление около 50 % всех видов, реально встречающихся на песчано-илистых грунтах в диапазоне глубин 5–45 м, требует рассмотрения не менее 10 проб, для выявления 67 %  $S_{exp}$  следует проанализировать не менее 20 проб, а 80 % видов – около 40 (при допущении равной вероятности встречи в пробе любого вида).

Использование полученного эмпирического соотношения между отбором минимального числа проб и получением наибольшей информации о видовом богатстве донных диатомовых может быть рекомендовано при исследовании новых биотопов Черного моря с экологически сходными условиями.

*Авторы глубоко признательны проф. А. Витковски и проф. Х. Ланге-Берталот (Ун-т Щецина, Польша) за ценные консультации при идентификации видов донных диатомовых, к.б.н. Н.К. Ревкову (ИнБЮМ) за критические замечания и помощь при сборе проб. Выражаем также благодарность Агентству по охране окружающей среды (США) и Украинскому научно-технологическому центру (Киев) за частичное финансирование исследований по разнообразию бентосных диатомовых Черного моря (проект УНТЦ Р-277).*

*Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. 2. Bacillariophyta / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. — Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2009. — 413 p.*

*Гусяков Н.Е., Загордонец О.А., Герасимюк В.П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. — Киев: Наук. думка, 1992. — 115 с.*

*Диатомовые водоросли. Ископаемые и современные / Отв. ред. А.И. Прошкина-Лавренко. — Л.: Наука, 1974. — Т. 1. — 4093 с.*

*Диатомовый анализ // Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. — М.: Госгеолитиздат, 1950. — Т. 3. — 398 с.*

*Петров А.Н., Неврова Е.Л., Малахова Л.В. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Черное море, Крым) // Мор. экол. журн. — 2005. — 4, № 3. — С. 65–77.*

*Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 243 с.*

*Brose U., Martinez N.D., Williams R.J. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns // Ecology. — 2003. — 84. — P. 143–157.*

*Chao A. Non-parametric estimation of the number of classes in a population // Scand. J. Stat. — 1984. — 11. — P. 265–270.*

*Chao A. Estimating the population-size for capture recapture data with unequal catchability // Biometrics. — 1987. — 43. — P. 783–791.*

*Chodorowski A. Taxoceny wirkow (Turbellaria) i metodika ich badania // Ecol. Polska. — 1960. — 6, N 2. — S. 95–114.*

*Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER Ver. 5: User Manual / Tutorial. PRIMER-E: Plymouth, 2001. — 92 p.*

*Cogalniceanu D., Tudorancea M., Preda E., Galdean N. Evaluating diversity of Chironomid (Insecta: Diptera) communities in alpine lakes, Retezat National Park (Romania) // Adv. Limnol. — 2009. — 62. — P. 191–213.*

*Cohwell R.K., Coddington J.A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation // Philosoph. Trans. Roy. Soc., Ser. B. — 1994. — 345. — P. 101–118.*

- Foggo A., Attrill M.J., Frost M.T., Rowden A.A.* Estimating marine species richness: an evaluation of six extrapolative techniques // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2003. – **248**. – P. 15–26.
- Fourtanier E., Kociolek J.P.* Catalogue of Diatom Genera // *Diatom Res.* – 1999. – **14**, N 1. – P. 1–190.
- Fourtanier E., Kociolek J.P.* Catalogue of Diatom Names. California Acad. Sci., On-line Version. 2011. <http://www.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>.
- Gaston K.J.* Species richness: measure and measurement // *Biodiversity: a biology of numbers and difference.* – Oxford: Black. Sci., 1996. – P. 77–113.
- Gray J.S.* The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2000. – **250**. – P. 23–49.
- Hellmann J.J., Fowler G.W.* Bias, precision and accuracy of four measures of species richness // *Ecol. Appl.* – 1999. – **9**, N 3. – P. 824–834.
- Heltsh J.F., Forester N.E.* Estimating marine species richness using the jack-knife procedure // *Biometrics.* – 1983. – **39**. – P. 1–11.
- Hurlbert S.H.* The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology.* – 1971. – **52**. – P. 577–586.
- Izsak C., Price A.R.G.* Measuring  $\beta$ -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2001. – **215**. – P. 69–77.
- Karakassis I.S.* A new method for calculating macrobenthic species richness // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1995. – **120**. – P. 299–303.
- Levkov Z.* Amphora sensu lato // *Diatoms of Europe.* – 2009. – **5**. – 916 p.
- Petrov A.N., Nevrova E.L.* Database on the Black Sea benthic diatoms (*Bacillariophyta*): use for comparative study of diversity peculiarities under technogenic pollution impact // *Ocean Biodiversity Informatics: Proc. Intern. Conf. Mar. Biodiversity Data Manag. (Hamburg, 2004).* – Paris, 2007. – P. 153–165.
- Petrov A.N., Nevrova E.L., Terletskaia A.V. et al.* Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage under technogenic impact (Balaklava Bay, Black Sea) // *Polish Bot. J.* – 2010. – **55**, N 1. – P. 183–197.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Rumohr H., Karakassis I., Jensen J.N.* Estimating species richness, abundance and diversity with 70 macrobenthic replicates in the Western Baltic Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2001. – **214**. – P. 103–110.
- Sanders H.L.* Marine benthic diversity: a comparative study // *Amer. Nat.* – 1968. – **102**. – P. 243–282.
- Smith E.P., van Belle G.* Nonparametric estimation of species richness // *Biometrics.* – 1984. – **40**. – P. 119–129.
- Soetaert K., Heip C.* Sample-size dependence of diversity indices and the determination of sufficient sample size in a high-diversity deep-sea environment // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1990. – **59**. – P. 305–307.
- Ugland K.I., Gray J.S., Ellingsen K.E.* The species-accumulation curve and estimation of species richness // *J. Animal Ecol.* – 2003. – **72**. – P. 888–897.

- Ugland K.I., Gray J.S. Estimation of species richness: analysis of the methods developed by Chao and Karakassis // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2004. – **284**. – P. 1–8.
- Walther B.A., Morand S. Comparative performance of species richness estimation methods. // *Parasitology.* – 1998. – **116**. – P. 395–405.
- Walther B.A., Martin J.-L. Species richness estimation of bird communities: how to control for sampling effort? // *Ibid.* – 2001. – **143**. – P. 413–419.
- Walther B.A., Moore J.L. The concept of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance // *Ecography.* – 2005. – **28**. – P. 815–829.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. Numerical water quality monitoring of organic pollution using diatom assemblages. // *Proc. 9<sup>th</sup> Intern. Diatom Symp.*, 1986. – Koenigstein: Koeltz Sc. Books, 1988. – P. 123–141.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine coast 1 // *Iconogr. diatom.* – 2000. – **7**. – 926 p.

Получена 29.11.11

Рекомендовала к печати А.В. Лищук-Курейшевич

*A.N. Petrov, E.L. Nevrova*

Institute of Biology of Southern Seas NAS of Ukraine,  
2, Nakhimov Av., 99011 Sevastopol, Ukraine

#### PROGNOSTIC ESTIMATION OF BENTHIC DIATOMS SPECIES

Benthic diatoms species richness had been analyzed based on materials collected in 1996–2009 at 8 near shore locations of SW Crimea. Totally 93 stations were sampled on sandy-muddy substrate within depth range 6–48 m. At total, 433 diatom species were found by results of cell calculations in Goryaev chamber and microscoping of permanent slides. Prognostic estimation of the expected diatom species richness ( $S_{exp}$ ) was performed by application of 4 estimators (Jack-knife-1 & 2, Chao-2 and Karakassis- $S_{\infty}$ ). The statistical assessment of the estimators' results accuracy and evaluation of optimal ratio between minimal sampling efforts and maximal information about diatom species richness at the certain sampling location were conducted. The estimation accuracy of the  $S_{exp}$  is increased proportionally to sampling efforts. Magnitude of  $S_{exp}$ , resulted by estimator  $S_{\infty}$ , displayed the most similar values to the really observed species number ( $S_{obs}$ ). Overestimation of  $S_{obs}$  values (not more than 10–13 %) was found under consideration of 12–15 samples or less, and slightly underestimation (3–5 %) when number of samples exceeds 40–43. The other estimators gave large overestimated results of the expected species richness (Chao – from 21 to 70 % higher than  $S_{obs}$ , Jack-knife – 23–58 %), calculated by randomization for increasing row of all samples. Based on relative error (RE) and squared relative deviation (SRD) the estimators' accuracy depending on biotopes peculiarities and sampling efforts was evaluated. It was shown, all estimators give overestimated results of the  $S_{exp}$  (1.3 to 1.8 times) under consideration of few samples (4–6). Under extension of station number up to 15–20, Chao and Jack-knife estimators give decreasing of the RE and SRD values. Estimator  $S_{\infty}$  quite precisely evaluates parameter  $S_{exp}$  after the first 7-8 permutated samples. The parameters of

generalized log-dependence between number of samples (1 to 93) and ratio (%) of species richness, totally registered in near shore water areas of SW Crimea (433 spp.) were determined. Detection of about 50 % of all species registered in SW Crimea on sandy/muddy substrates within 5-45 m depth range is required consideration of not less than 10 randomized stations. Similarly, revelation of 67 % of total species richness is necessary to study not less than 20 stations, and 80 % ones – about 40 stations (on assumption the equal probability of any species presence in samples). Application of this dependence can be recommended for prognostic evaluation of percent share of diatom species richness in relation to different sampling efforts under exploring of ecologically similar and earlier not studied coastal areas of the Black Sea.

**Key words:** benthic diatoms, species richness, estimators, species-accumulation curves, Black Sea.