

УДК 591.524.12 (261.77)

СТРУКТУРА МЕЗОЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД МАРОККО

© 2018 г. В. В. Лидванов, О. Г. Грабко, Е. И. Кукуев, Т. Г. Королькова

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Калининград, Россия
e-mail: slavalidvanov@mail.ru

Поступила в редакцию 14.01.2016 г., после доработки 16.06.2016 г.

В водах побережья Марокко обнаружены меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к 23 крупным таксонам. Среди Cladoseга идентифицированы 7 видов, среди Copepoda – 164 вида и 7 родов. Фауна Copepoda была сформирована преимущественно океаническими поверхностными широко-тропическими видами, но неритические и неритическо-океанические широко-тропические виды создавали группу константных видов (частота встречаемости более 50%). Выявлено два основных сообщества – неритическое, биотопически ассоциированное с водами прибрежного апвеллинга, и дальненеритическое, связанное с водами Канарского течения. Первое сообщество характеризовалось высокими численностью и биомассой (5700 экз/м^3 и 260 мг/м^3), было сформировано преимущественно неритическими видами; в трофической структуре доминировали тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели, в видовой структуре доминировали *Paracalanus indicus*, *Acartia clausi* и *Oncaea curta*; индексы видового разнообразия (3.07 бит/экз) и выравненности (0.63) относительно низкие. Второе сообщество характеризовалось низкими численностью и биомассой (1150 экз/м^3 и 90 мг/м^3), изменчивыми биотопической, трофической и видовой структурами и более высокими индексами Шеннона (3.99 бит/экз) и Пиелу (0.75). Сезонные различия обилия в этих сообществах не установлены. Летом 1998 г. и зимой 1998/1999 гг. обнаружены аномальные состояния мезозoopланктона.

DOI: 10.7868/S0030157418020077

ВВЕДЕНИЕ

Прибрежье Марокко – важнейший район международного рыболовства и самый крупный район экосистемы Канарского апвеллинга [35, 40]. Вследствие интенсификации международного рыболовства в течение последних десятилетий эта экосистема находится в сфере активных промыслово-океанологических исследований [5, 33]. При этом ее важнейшие компоненты, особенно зоопланктон, остаются малоизученными по сравнению с аналогичными экосистемами Атлантического и Тихого океанов [9, 33].

Основными источниками вод побережья Марокко служат относительно более соленая, холодная, но менее насыщенная биогенами Северная атлантическая (САЦВ) и в меньшей степени Южная атлантическая (ЮАЦВ) центральные водные массы и их поверхностные модификации [33]. Движение этих водных масс осуществляется в крупномасштабных субтропических антициклонических системах Северной и Южной Атлантики, важными звеньями которых являются Канарское и Межпассатное течения. В районе м. Кап-Блан северная ветвь Межпассатного течения вклинивается

в Канарское течение и в результате развивается фронтальный раздел – Сенегало-Мавританский фронт (СМФ). Прибрежный апвеллинг и СМФ – важнейшие океанографические явления, обеспечивающие обогащение эуфотического слоя биогенными элементами и, в целом, обуславливающие гидрологические и экологические особенности всего района [1, 21]. Благодаря этим явлениям экосистема Канарского апвеллинга становится высокопродуктивной, ее воды соответствуют эвтрофному и гипертрофному типам, в которых величина первичной продукции превышает $1 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{сут}$, концентрация хлорофилла – 1 г/м^2 [1], численность и биомасса фитопланктона – 100 млн кл/м^3 и 400 мг/м^3 [29]. Биомасса и численность мезоопланктона достигают 800 мг/м^3 и 36 тыс. экз/м^3 [17], а короткая пищевая цепь определяет высокий уровень продукции на верхних трофических уровнях и большую биомассу пелагических видов рыб, которая, по современным оценкам, составляет 9 млн т [33].

Целенаправленное изучение зоопланктона атлантического побережья Африки насчитывает столетнюю историю [6, 8, 13]. Проведенные в этом районе работы расширили представления о фауне

мезопланктона, об особенностях его горизонтального и вертикального распределения, закономерностях формирования его скоплений, биологии некоторых массовых видов [11, 12, 18, 25, 27, 30, 42]. Однако большинство результатов основано на эпизодических или однократных сборах, выполненных на ограниченных по площади полигонах. Поэтому важные в теоретическом и практическом плане экологические вопросы, касающиеся ценотической организации зоопланктона, особенностей распределения его сообществ и локализации ценотических границ между ними, сезонной динамики, до сих пор остаются открытыми.

Цель работы – на основе материалов съемок 1994–1999 гг. проанализировать состав и структуру фауны мезопланктона побережья Марокко; исследовать особенности его горизонтального распределения, в том числе ценотическую организацию, особенности биотопической, трофической и видовой структур его сообществ и сезонную динамику численности и биомассы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили пробы мезозоопланктона, собранные в 200-мильной исключительной экономической зоне Марокко в научно-исследовательских рейсах на СТМ “АТЛАНТИДА” и “АТЛАНТНИРО”, проведенных в 1994–1999 гг. в рамках Российского плана ресурсных исследований и мониторинга водных биоресурсов Мирового океана и межправительственного соглашения Российской Федерации с Королевством Марокко [6].

Всего использованы результаты обработки 673 проб, собранных в 5 летних (июнь–октябрь) и 5 зимних (январь–апрель) съемках (табл. 1).

Станции на полигоне исследований располагались над глубинами 20–1000 м на параллельных, ориентированных по широте разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль (рис. 1).

Пробы собраны в светлое время суток в поверхностном слое 0–100 м (0-дно) планктоносорборщиком “Бонго-20” с площадью раскрытия 0.03 м² и фильтрующим ситом с ячейей 168 мкм путем ступенчато-косого траления на стандартных горизонтах в соответствии с методическим руководством [24].

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике [19]. Во время камеральной обработки основное внимание было уделено веслоногим (Copepoda) и ветвистоусым (Cladocera) ракообразным. Синонимию верифицировали по ITIS (www.itis.gov). Расчет численности и сырой биомассы отдельных таксонов (экз/м³ и мг/м³) на каждой станции в слое сбора выполнен в FoxPro 6.0 с использованием программы, разработанной в ФГБНУ “АтлантНИРО” [20].

В трофической структуре выделены три основные группы мезозоопланктона – фильтраторы (тонкие и грубые), организмы со смешанным типом питания и хвататели (мелкие и крупные) – в соответствии с классификациями [2, 26, 28]. Биотопическая структура мезозоопланктона оценена по распределению трех экологических групп веслоногих ракообразных – неритической, неритическо-океанической и океанической. Принадлежность каждого вида к той или иной группе определена на основе классификации Вивеса [45]. По батиметрической приуроченности Copepoda разделены на поверхностные и интерзональные [8, 45].

Для оценки значимости в фауне мезопланктона отдельных видов и таксонов более высокого ранга применен показатель частоты встречаемости как отношение количества станций, на которых отмечен таксон, к общему количеству станций. При

Таблица 1. Периоды сборов и количество собранного материала, использованного в работе

Название судна	Рейс	Сезон сбора	Период съемки	Количество проб
СТМ “АТЛАНТНИРО”	№ 10	зима 1993/1994 гг.	17.01–08.02.1994 г.	85
	№ 11	лето 1994 г.	05.07–26.07.1994 г.	64
	№ 12	зима 1994/1995 гг.	25.01–25.02.1995 г.	75
	№ 13	лето 1995 г.	19.07–10.08.1995 г.	65
	№ 14	лето 1996 г.	06.06–22.06.1996 г.	43
	№ 16	зима 1996/1997 гг.	08.01–03.02.1997 г.	68
	№ 17	лето 1997 г.	11.07–08.08.1997 г.	83
	№ 19	зима 1997/1998 гг.	27.02–30.03.1998 г.	55
	№ 20	лето 1998 г.	09.07–12.08.1998 г.	59
	СТМ “АТЛАНТИДА”	№ 21	зима 1998/1999 гг.	27.03–25.04.1999 г.

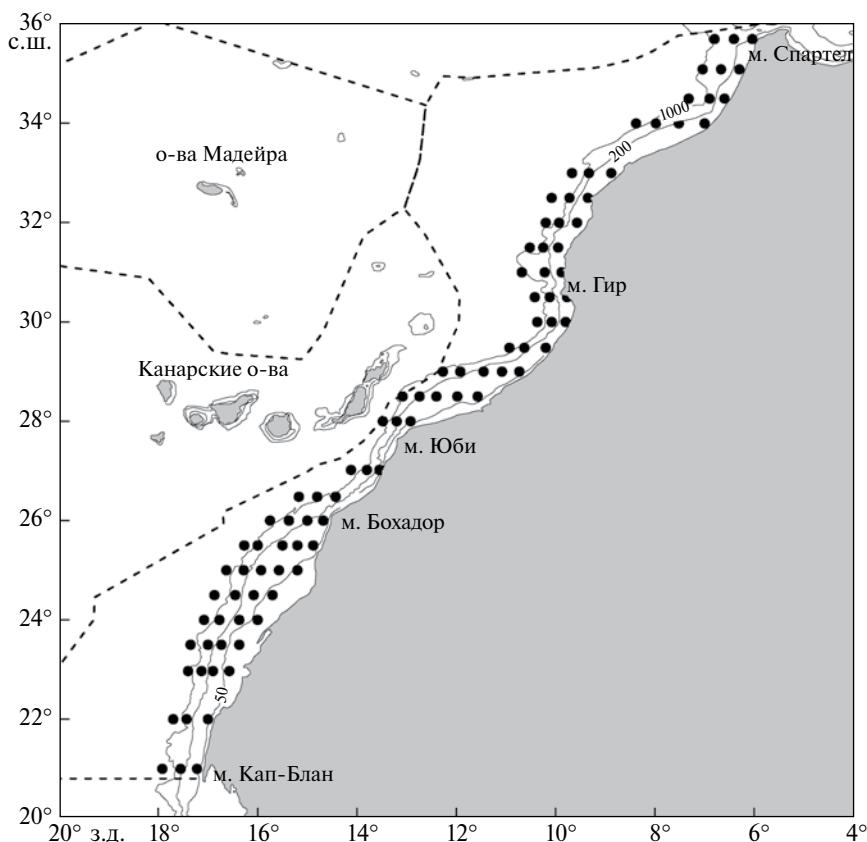


Рис. 1. Схема расположения гидробиологических станций вдоль побережья Марокко.

характеристике частоты встречаемости принята следующая шкала по Баканову [3]: константные таксоны – частота встречаемости более 50%, второстепенные – 25–50%, случайные – менее 25%.

Статистический анализ проведен общепринятыми методами в пакетах программ Microsoft Office Excel [34] и PRIMER[®] 6 [38]. Сообщества мезозoopланктона выделены методом непараметрического многомерного шкалирования и кластерного анализа стандартизированных и трансформированных (взятием корня квадратного) данных численности таксонов по коэффициенту сходства Брея-Кертиса. Рассчитаны средние величины и ошибки средних (m), индексы разнообразия Шеннона (H' , \log_2) и выравнивания Пиелу (J') по данным численности таксонов, достоверность различий видовой структуры сообществ (ANOSIM-анализ, PRIMER[®] 6). Проверка гипотезы о существовании сезонных различий численности и биомассы сообществ мезозoopланктона выполнена с помощью критерия Фишера при уровне значимости $p \leq 0.05$ [32].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав мезозoopланктона и частота встречаемости его таксонов. В исследованном районе идентифицированы меро- и голопланктонные организмы,

относящиеся к следующим крупным таксонам рангом выше рода: Polychaeta, Copepoda, Cladocera, Cirripedia, Ostracoda, Stomatopoda, Mysida, Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Euphausiacea, Decapoda, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda), Echinodermata, Chaetognatha, Cephalochordata, Siphonophorae, Tunicata (Appendicularia, Doliolida, Salpida), икринки и личинки рыб. Среди ветвистоусых ракообразных выявлено 7 видов; среди веслоногих – 164 вида, а также 7 родов, представителей которых не удалось определить до вида.

Среди представителей крупных константных таксонов (частота встречаемости – более 50%), кроме Copepoda и Cladocera, практически повсеместно были распространены щетинкочелюстные и личинки десятиногих раков; реже встречались эвфаузииды, аппендикулярии, личинки и икринки рыб и брюхоногие моллюски (табл. 2). Представители других шести крупных второстепенных таксонов (частота встречаемости – 25–50%) отмечены на 30–40% акватории. Среди случайных таксонов (частота встречаемости – менее 25%) мизиды и сальпы отмечены на 20% акватории, равноногие ракообразные – на 6% акватории, а остальные встречались единично.

Среди ветвистоусых ракообразных *Evadne spinifera* и *Podon intermedius* обнаружены на 25–30%

Таблица 2. Состав групп константных и второстепенных таксонов

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Частота встречаемости, %
	биотопическая	батиметрическая		
Константные таксоны				
<i>Paracalanus indicus</i>	Н	П	ШТ	95
Chaetognatha				92
Decapoda				90
<i>Oncaea curta</i>	Н	П	ШТ	89
<i>Centropages chierchiai</i>	Н-О	П	ШТ	88
<i>Calanus helgolandicus</i>	Н-О	Инт	СЦ	88
<i>Acartia clausi</i>	Н	П	ШТ	86
<i>Temora stylifera</i>	Н	П	ШТ	83
Euphausiacea				78
Appendicularia				72
Pisces (икринки и личинки)				69
<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О	Инт	ЮЦ	62
<i>Oithona plumifera</i>	Н-О	Инт	ШТ, вынос в в.ш.	61
<i>Oncaea media</i>	Н-О	Инт	ШТ, вынос в б.з.	58
<i>Oithona brevicornis</i>	Н-О	П	СЦ	56
Gastropoda				55
<i>Nannocalanus minor</i>	Н-О	П	ШТ, вынос в в.ш.	55
<i>Euterpina acutifrons</i>	Н	П	ШТ	54
<i>Ctenocalanus vanus</i>	Н-О	П	ШТ, вынос в в.ш.	52
Второстепенные таксоны				
<i>Clausocalanus jobei</i>	Н-О	П	ШТ, вынос в б.з.	46
Polychaeta				43
<i>Oncaea mediterranea</i>	О	П	ШТ, вынос в в.ш.	42
Ostracoda				42
Bivalvia				42
<i>Farranula rostrata</i>	Н-О	П	ШТ	39
Amphipoda				37
<i>Oithona nana</i>	Н	П	ШТ	36
<i>Calocalanus contractus</i>	О	П	ШТ, вынос в в.ш.	34
<i>Clausocalanus furcatus</i>	Н-О	П	ШТ	34
<i>Mecynocera clausi</i>	О	П	ШТ, вынос в в.ш.	33
Siphonophorae				32
Doliolida				32
<i>Acartia danae</i>	О	П	ШТ	32
<i>Paraeuchaeta hebes</i>	О	П	ШТ	32
<i>Corycaeus latus</i>	О	П	ШТ	30
<i>Evadne spinifera</i>				30
<i>Calocalanus styliremis</i>	Н-О	П	ШТ, вынос в в.ш.	29
<i>Eucalanus monachus</i>	О	Инт	ШТ	26
<i>Podon intermedius</i>				25
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	Н	П	ШТ	25
<i>Clausocalanus paululus</i>	О	П	ШТ	25

Примечание. Для видов веслоногих ракообразных даны их экологические характеристики: Н – неритический, Н-О – неритическо-океанический, О – океанический, П – поверхностный, Инт – интерзональный, ШТ – широкотропический, СЦ – североцентральный, ЮЦ – южноцентральный; высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.).

акватории, а *Penilia avirostris* – на 20% акватории (табл. 2). Остальные виды (*Pseudevadne tergestina*, *Evadne nordmanni* и *Pleopis polyphemoides*) встречались реже, а *Podon leuckartii* отмечался единично.

Из 164 видов веслоногих ракообразных только 13 – константные, постоянно встречались более чем на половине исследованной акватории (табл. 2). Основу этой группы создавали поверхностные неритические и неритическо-океанические широкоотропические виды. В состав группы второстепенных таксонов входило 14 видов веслоногих, два из которых – неритические (*Oithona nana* и *Corycaeus giesbrechti*), а остальные – поверхностные широкоотропические океанические или неритическо-океанические. Группа случайных таксонов была представлена 137 видами веслоногих. Это преимущественно океанические (85%) поверхностные (55%) широкоотропические (76%) виды.

Ценотическая организация мезозопланктона прибрежья Марокко, структура и распределение его сообществ. Результаты кластерного анализа и многомерного шкалирования данных относительной численности таксонов мезозопланктона, не представленные здесь из-за ограниченного объема статьи, показали, что на протяжении всего периода исследований статистически достоверно (ANOSIM-анализ) и стабильно выделялись два крупных зоопланктонных кластера I и II, а также эпизодически один (III) или два (III и IV) небольших дополнительных кластера. Полученным кластерам присвоен экологический статус обособленных мезозопланктонных сообществ [38].

Сообщество I. Оно характеризовалось высокой численностью и биомассой (5700 ± 860 экз/м³ и 260 ± 40 мг/м³) (рис. 2). Эти показатели летом были в 1.5 раза выше, чем зимой, хотя статистически значимых сезонных различий не выявлено (для численности: критерий Фишера $F = 2.1$,

уровень значимости $p = 0.2$, критическое значение критерия Фишера $F_{кр} = 7.7$; для биомассы: $F = 1.5$; $p = 0,3$; $F_{кр} = 7.7$).

Летом и зимой сообщество формировали преимущественно неритические виды копепод, доля которых изменялась от 60 до 80% (табл. 3). В трофической структуре преобладали тонкие фильтраторы (31%), организмы со смешанным типом питания (29%), а также мелкие хвататели (25%). Только летом 1996 г. и зимой 1996/1997 гг. более важную роль приобретали грубые фильтраторы. Индексы видового разнообразия и выравненности, в среднем, составляли 3.07 бит/экз и 0.63 соответственно.

В видовой структуре сообщества функцию доминантов стабильно выполняли три неритических широкоотропических константных по частоте встречаемости вида веслоногих ракообразных – *Acartia clausi*, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta* (табл. 4). Лишь изредка обычно субдоминантный неритическо-океанический константный вид *Centropages chierchiae* становился кодоминантом, вытесняя *P. indicus* (летом 1995 г.) или *O. curta* (летом 1997, зимой 1997/1998 гг.).

Сообщество I обычно распределялось над шельфом и материковым склоном (рис. 3). Как правило, южнее м. Бохадор (26° с.ш.), где шельф становится значительно шире и обычно наблюдается сильное отклонение Канарского течения на запад, это сообщество распространялось мористее далеко за пределы шельфа. Независимо от сезона сообщество I биотопически тяготело к более холодной и менее соленой прибрежной апвеллинговой воде. Более того, граница распространения сообщества в значительной степени совпадала с пространственным распределением изотермы, отделявшей апвеллинговые воды от вод Канарского течения (рис. 3).

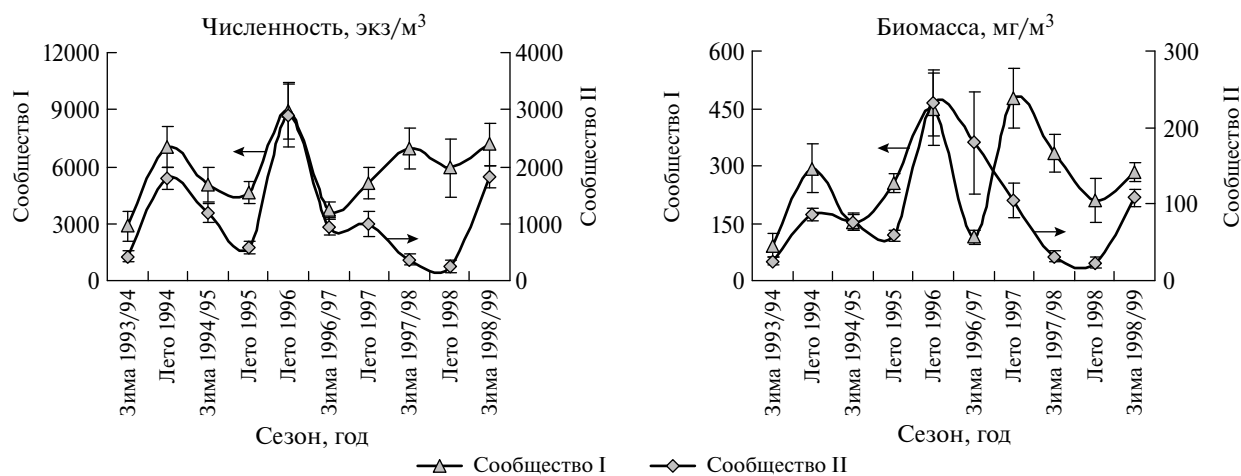


Рис. 2. Динамика численности и биомассы основных сообществ мезозопланктона прибрежья Марокко.

Таблица 3. Структура сообществ мезозoopланктона прибрежья Марокко

Параметр	Зима 1993/1994 гг.			Лето 1994 г.		Зима 1994/1995 гг.				Лето 1995 г.		Лето 1996 г.	
	Сообщество												
	I	II	III	I	II	I	II	III	IV	I	II	I	II
Индекс Шеннона, бит/экз	2.97	4.19	3.51	3.18	3.73	2.84	4.19	2.95	3.91	3.37	3.85	3.18	3.81
Индекс выравненности Пиелу	0.60	0.76	0.72	0.66	0.71	0.61	0.79	0.61	0.77	0.68	0.76	0.64	0.72
Относительная численность, %													
– неритических видов	71	22	53	71	41	84	38	66	32	62	29	76	55
– неритическо-океаниче- ских видов	19	42	28	23	40	11	37	31	37	27	35	18	23
– океанических видов	10	36	19	6	19	5	25	3	31	11	36	6	22
– тонких фильтраторов	31	54	33	29	41	24	35	45	47	28	38	31	37
– грубых фильтраторов	7	6	15	11	14	10	14	18	28	10	6	14	20
– организмов со смешан- ным типом питания	41	9	16	30	10	39	14	17	10	26	20	16	11
– мелких хватателей	19	28	18	28	32	25	34	18	13	34	32	37	29
– крупных хватателей	1	2	4	1	2	1	1	1	1	1	3	1	2
– непитающихся	1	1	14	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1
Параметр	Зима 1996/1997 гг.		Лето 1997 г.		Зима 1997/1998 гг.		Лето 1998 г.			Зима 1998/1999 гг.			
	Сообщество												
	I	II	I	II	I	II	I	II	III	I	II	III	
Индекс Шеннона, бит/экз	2.71	4.07	3.26	4.18	3.17	3.96	2.99	3.82	1.41	3.07	4.09	2.21	
Индекс выравненности Пиелу	0.58	0.73	0.65	0.74	0.67	0.75	0.64	0.76	0.54	0.57	0.75	0.46	
Относительная численность, %													
– неритических видов	80	31	61	26	65	13	68	30	26	78	39	92	
– неритическо-океаниче- ских видов	16	37	28	38	28	44	25	24	70	16	42	2	
– океанических видов	4	32	11	36	7	43	7	46	4	6	19	6	
– тонких фильтраторов	27	53	40	44	35	48	34	42	9	34	48	9	
– грубых фильтраторов	28	9	10	10	13	9	8	13	16	12	11	15	
– организмов со смешан- ным типом питания	25	7	26	16	29	10	27	17	40	29	11	2	
– мелких хватателей	18	27	21	26	20	27	29	24	5	23	26	72	
– крупных хватателей	1	3	2	3	2	5	1	3	7	1	3	1	
– непитающихся	1	1	1	1	1	1	1	1	23	1	1	1	

Сообщество II. Оно отличалось относительно низкой численностью и биомассой (1150 ± 190 экз/м³ и 90 ± 20 мг/м³) (рис. 2). Повышенные летом значения (в среднем, в 1.7 раза) статистически так же не были достоверны (для численности: $F = 3.1$, $p = 0.2$, $F_{кр} = 7.7$; для биомассы: $F = 1.1$; $p = 0.4$; $F_{кр} = 7.7$).

В этом сообществе доля океанических видов (в среднем, 32%) всегда была в несколько раз выше,

чем в сообществе I (табл. 3). Основу трофической структуры создавали тонкие фильтраторы (44%) и мелкие хвататели (29%); роль организмов со смешанным типом питания была менее существенной, а роль грубых фильтраторов – более существенной, чем в сообществе I. Индекс видового разнообразия, в среднем, был в 1.3 раза выше, чем сообщества I, и изменялся в диапазоне 3.73–4.19 бит/экз;

Таблица 4. Относительная численность структурообразующих видов неритического сообщества I прибрежья Марокко, %

Зима 1993/1994 гг.		Лето 1994 г.		Зима 1994/1995 гг.	
<i>Acartia clausi</i>	36	<i>Acartia clausi</i>	22	<i>Acartia clausi</i>	36
<i>Paracalanus indicus</i>	15	<i>Oncaea curta</i>	15	<i>Oncaea curta</i>	17
<i>Oncaea curta</i>	10	<i>Paracalanus indicus</i>	14	<i>Paracalanus indicus</i>	14
<i>Clausocalanus</i> sp. cop.	7	<i>Centropages chierchiae</i>	8	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	4
<i>Centropages chierchiae</i>	4	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	5	<i>Temora stylifera</i>	3
<i>Oithona plumifera</i>	2	<i>Evadne spinifera</i>	4	<i>Nauplia Calanus</i>	3
Прочие	26	Прочие	32	Прочие	23
Лето 1995 г.		Лето 1996 г.		Зима 1996/1997 гг.	
<i>Oncaea curta</i>	19	<i>Oncaea curta</i>	23	<i>Acartia clausi</i>	24
<i>Acartia clausi</i>	13	<i>Paracalanus indicus</i>	15	<i>Paracalanus indicus</i>	16
<i>Centropages chierchiae</i>	12	<i>Acartia clausi</i>	11	<i>Oncaea curta</i>	9
<i>Paracalanus indicus</i>	7	Appendicularia	4	<i>Temora stylifera</i>	8
<i>Oithona plumifera</i>	4	<i>Calanus helgolandicus</i>	4	<i>Centropages chierchiae</i>	7
Appendicularia	4	<i>Centropages chierchiae</i>	4	<i>Euterpina acutifrons</i>	5
Прочие	41	Прочие	39	Прочие	31
Лето 1997 г.		Зима 1997/1998 гг.		Лето 1998 г.	
<i>Paracalanus indicus</i>	17	<i>Paracalanus indicus</i>	20	<i>Acartia clausi</i>	24
<i>Acartia clausi</i>	13	<i>Acartia clausi</i>	14	<i>Paracalanus indicus</i>	21
<i>Centropages chierchiae</i>	12	<i>Centropages chierchiae</i>	13	<i>Oncaea curta</i>	11
Appendicularia	7	<i>Oncaea curta</i>	8	<i>Pleopis polyphemoides</i>	6
<i>Penilia avirostris</i>	6	Appendicularia	6	<i>Evadne spinifera</i>	4
<i>Oncaea curta</i>	6	<i>Calanus helgolandicus</i>	3	<i>Nauplia Calanus</i>	3
Прочие	39	Прочие	36	Прочие	31
Зима 1998/1999 гг.					
<i>Paracalanus indicus</i>		24			
<i>Acartia clausi</i>		23			
<i>Oncaea curta</i>		9			
<i>Centropages chierchiae</i>		5			
Appendicularia		3			
<i>Euterpina acutifrons</i>		3			
Прочие		33			

индекс выравненности так же был выше в 1.2 раза и изменялся в узком диапазоне 0.71–0.79.

Видовая структура, по сравнению с сообществом I, была более изменчивой, и состав доминантов и субдоминантов менее стабилен (табл. 5). Тем не менее, обычно в состав структурообразующих видов входили океанические и неритическо-океанические представители рода *Clausocalanus*, *Oithona plumifera*, *Temora stylifera* и *Centropages chierchiae*. Кодоминанты неритического сообщества (*P. indicus*, *A. clausi* и *O. curta*) также часто входили в состав структурообразующих видов, иногда

и в роли доминантов. Помимо веслоногих ракообразных, важную роль в видовой структуре играли аппендикулярии (летом 1995, 1996, 1997, зимой 1997/1998 гг.), ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* (летом 1995 г.) и сальпы (зимой 1997/1998 гг., летом 1998 г.).

Сообщество II обычно распространялось в океанической части и над материковым склоном. Южнее м. Бохадор его, как правило, вытесняло сообщество I (рис. 3). Нередки также случаи проникновения сообщества II на шельф (например, зимой 1994/1995, 1996/1997, летом 1996 гг.). Оно было

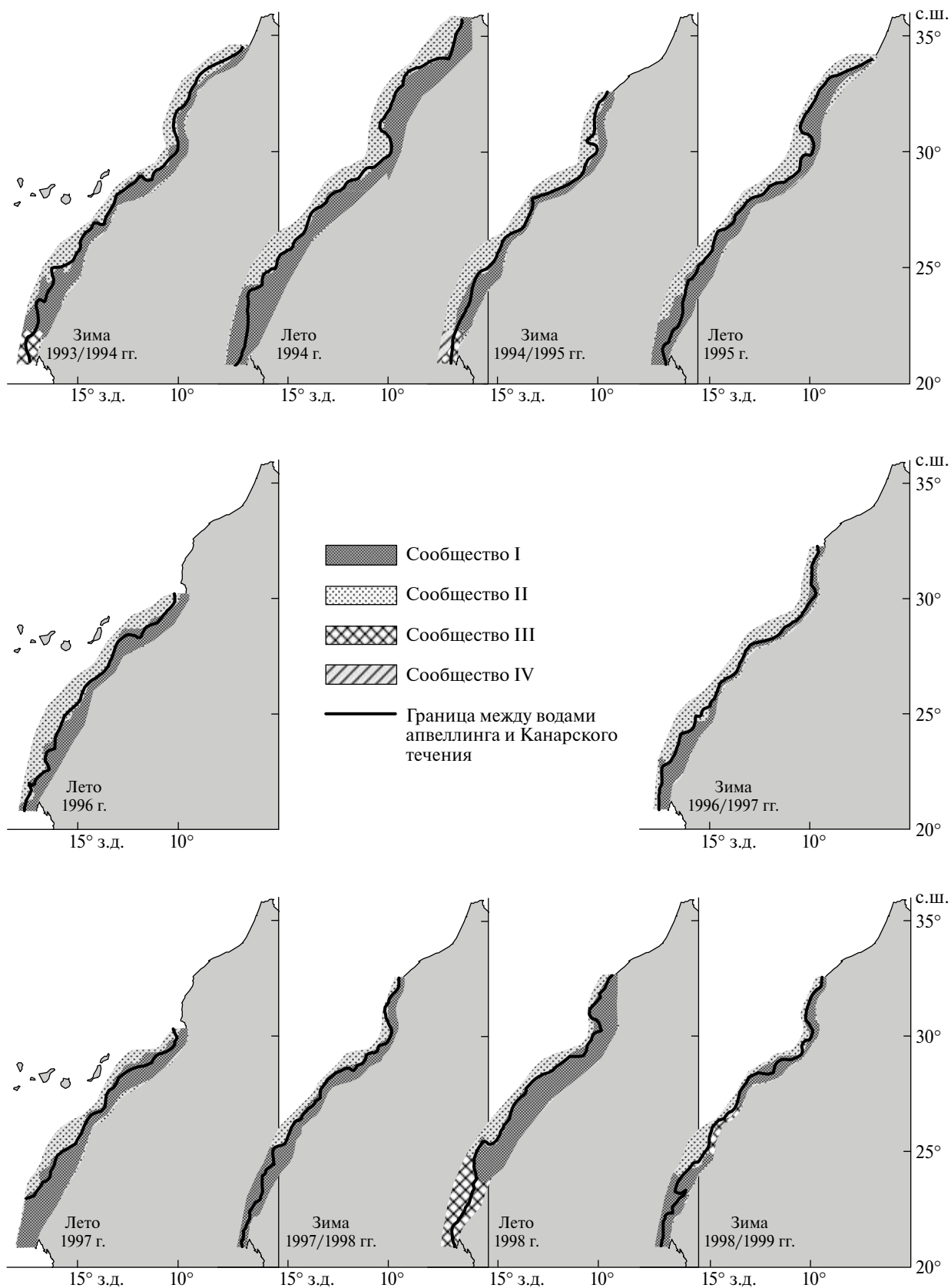


Рис. 3. Пространственное распределение сообществ мезозoopланктона вдоль побережья Марокко зимой и летом 1994–1999 гг.

Таблица 5. Относительная численность структурообразующих видов дальненеритического сообщества II прибрежья Марокко, %

Зима 1993/1994 гг.		Лето 1994 г.		Зима 1994/1995 гг.	
<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	18	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	15	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	11
<i>Paracalanus indicus</i>	8	<i>Temora stylifera</i>	10	<i>Oncaea curta</i>	10
<i>Oithona plumifera</i>	7	<i>Oncaea curta</i>	9	<i>Paracalanus indicus</i>	7
<i>Oncaea media</i>	6	<i>Paracalanus indicus</i>	9	<i>Temora stylifera</i>	7
<i>Oncaea curta</i>	5	<i>Centropages chierchiae</i>	6	<i>Acartia clausi</i>	6
<i>Acartia clausi</i>	4	<i>Evadne spinifera</i>	5	<i>Oithona plumifera</i>	5
Прочие	52	Прочие	46	Прочие	54
Лето 1995 г.		Лето 1996 г.		Зима 1996/1997 гг.	
Appendicularia	12	<i>Temora stylifera</i>	17	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	11
<i>Temora stylifera</i>	8	Appendicularia	10	<i>Paracalanus indicus</i>	8
<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	8	<i>Oncaea curta</i>	9	<i>Oncaea curta</i>	6
<i>Oithona plumifera</i>	6	<i>Paracalanus indicus</i>	6	<i>Oithona plumifera</i>	6
<i>Penilia avirostris</i>	6	<i>Centropages chierchiae</i>	5	<i>Oncaea media</i>	5
<i>Oncaea curta</i>	6	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	4	<i>Temora stylifera</i>	4
Прочие	54	Прочие	49	Прочие	60
Лето 1997 г.		Зима 1997/1998 гг.		Лето 1998 г.	
<i>Oithona plumifera</i>	9	<i>Oithona plumifera</i>	16	<i>Oithona plumifera</i>	12
<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	8	Salpidae	10	<i>Pleuromamma borealis</i>	8
Appendicularia	6	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	7	<i>Acartia danae</i>	8
<i>Acartia clausi</i>	5	Appendicularia	5	<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	7
<i>Paracalanus indicus</i>	5	<i>Mecynocera clausi</i>	4	Salpidae	6
<i>Centropages chierchiae</i>	5	<i>Calocalanus contractus</i>	3	<i>Mecynocera clausi</i>	4
Прочие	62	Прочие	55	Прочие	55
Зима 1998/1999 гг.					
		<i>Paracalanus indicus</i>	14		
		<i>Oithona plumifera</i>	9		
		<i>Oncaea curta</i>	9		
		<i>Clausocalanus</i> sp. cop.	9		
		<i>Stenocalanus vanus</i>	7		
		Nauplia Calanus	6		
		Прочие	46		

биотопически приурочено к океаническим водам Канарского течения и, как отмечено выше, граница между сообществами I и II в значительной степени совпадала с пространственным распределением изотермы, отделявшей апвеллинговые воды от вод Канарского течения (рис. 3).

Зимние сообщества мезозoopланктона у м. Кап-Блан. Спорадически зимой на юге прибрежья Марокко между м. Кап-Блан и м. Барбас дифференцировались небольшие сообщества III и IV (рис. 3, табл. 3). Если появлялось только сообщество III, оно могло распространиться и над шельфом, и в океанической

части (зимой 1993/1994 гг.). Если же обособлялись два сообщества (зимой 1994/1995 гг.), сообщество III распространялось над шельфом, а сообщество IV – в океанической зоне.

Численность и биомасса сообщества III, развивавшегося зимой 1993/1994 гг., составляла 2050 ± 1050 экз/м³ и 170 ± 80 мг/м³. Численность и биомасса аналогичных сообществ III и IV, обособившихся зимой 1994/1995 гг., составляла 6450 ± 1100 экз/м³ и 500 ± 190 мг/м³, 980 ± 430 экз/м³ и 90 ± 20 мг/м³ соответственно. Полученные значения сопоставимы

с показателями обилия смежных основных сообществ I и II, развивавшихся в те же периоды (рис. 2).

В структуре сообществ преобладали неритические виды (53–66%), лишь зимой 1994/1995 гг. в сообществе IV заметную роль приобретали неритическо-океанические виды (табл. 3). Их трофическая структура определялась доминированием тонких фильтраторов (33–47%). Индексы видового разнообразия и выравненности изменялись в диапазоне 2.95–3.91 бит/экз и 0.61–0.77 и имели большие значения, чем у смежного сообщества I, и меньшие значения, чем у смежного сообщества II.

Видовая структура сообществ м. Кап-Блан в основных чертах близка к основным дальненеритическим сообществам (табл. 6). В них в качестве структурообразующих одновременно выступали и неритические виды (*P. indicus*, *A. clausi* и/или *O. curta*), и неритическо-океанические, и океанические (*Clausocalanus* spp., *Oithona plumifera*, *Oncaea media* и др.).

Тем не менее, помимо состава и относительной численности структурообразующих видов, сообщества м. Кап-Блан отличались от смежных основных сообществ I и II обязательным присутствием *Temora turbinata*. Этот вид мог занимать в этих сообществах как субдоминантное (зимой 1994/1995 гг.), так и второстепенное положение (зимой 1993/1994 гг.), но он практически никогда

не обнаруживался в составе основных сообществ I и II.

Атипичное сообщество мезозoopланктона летом 1998 г. В картину типичного пространственного распределения и структуры сообществ не укладывалось состояние зоопланктона летом 1998 г. (рис. 3). В этот период сообщества I и II распространялись с севера только до широты 24°, а южнее они замещались атипичным сообществом III, которое развивалось и в шельфовой, и в океанической зонах и простиралось на обширной акватории до м. Кап-Блан.

Сообщества I и II имели типичную структуру. Сообщество III характеризовалось аномально низкими показателями обилия (140 ± 40 экз/м³ и 25 ± 20 мг/м³). Оно было сформировано преимущественно неритическо-океаническими видами (табл. 3). Основу трофической структуры создавали организмы со смешанным типом питания (40%). Основными чертами структуры служили экстремально низкие индексы видового разнообразия (1.41 бит/экз) и выравненности (0.54). Они отражали видовую обедненность и высокую степень доминирования только одного неритическо-океанического вида веслоногих ракообразных – *Centropages chierchiae* (табл. 6), а также высокую относительную численность икринок рыб. Судя по данным обработки иктопланктонных проб, выполненных В.А. Седлецкой, икринки принадлежали виду круглая сардинелла (*Sardinella aurita*), характерному для более теплых вод

Таблица 6. Относительная численность структурообразующих видов сообществ III и IV побережья Марокко, %

Зима 1993/1994 гг.			Зима 1994/1995 гг.					
Сообщество III	<i>Paracalanus indicus</i>	17	Сообщество III	<i>Paracalanus indicus</i>	36	Сообщество IV	<i>Paracalanus indicus</i>	15
	Ova Pisces	14		<i>Acartia clausi</i>	11		Clausocalanus sp. I–V cop.	11
	<i>Acartia clausi</i>	12		<i>Temora turbinata</i>	10		<i>Oithona plumifera</i>	6
	<i>Oithona plumifera</i>	10		<i>Oncaea curta</i>	10		<i>Oncaea curta</i>	5
	<i>Calanoides carinatus</i>	8		<i>Calanoides carinatus</i>	6		Nauplia Eucalanus	4
	<i>Oncaea media</i>	5		<i>Centropages chierchiae</i>	6		<i>Centropages chierchiae</i>	4
	<i>Temora turbinata</i>	4		<i>Podon leuckartii</i>	5		<i>Temora turbinata</i>	4
	Прочие	29		Прочие	16		Прочие	51
Лето 1998 г.				Зима 1998/1999 гг.				
Сообщество III	<i>Centropages chierchiae</i>	30	Сообщество III	<i>Oncaea curta</i>	55			
	Ova Pisces	13		Bivalvia	9			
	<i>Calanoides carinatus</i>	9		<i>Oithona nana</i>	7			
	<i>Podon leuckartii</i>	5		<i>Paracalanus indicus</i>	7			
	Appendicularia	5		<i>Euterpina acutifrons</i>	5			
	Decapoda larvae	5		Nauplia Cirripedia	3			
	<i>Temora stylifera</i>	4		<i>Podon leuckartii</i>	3			
	Прочие	29		Прочие	11			

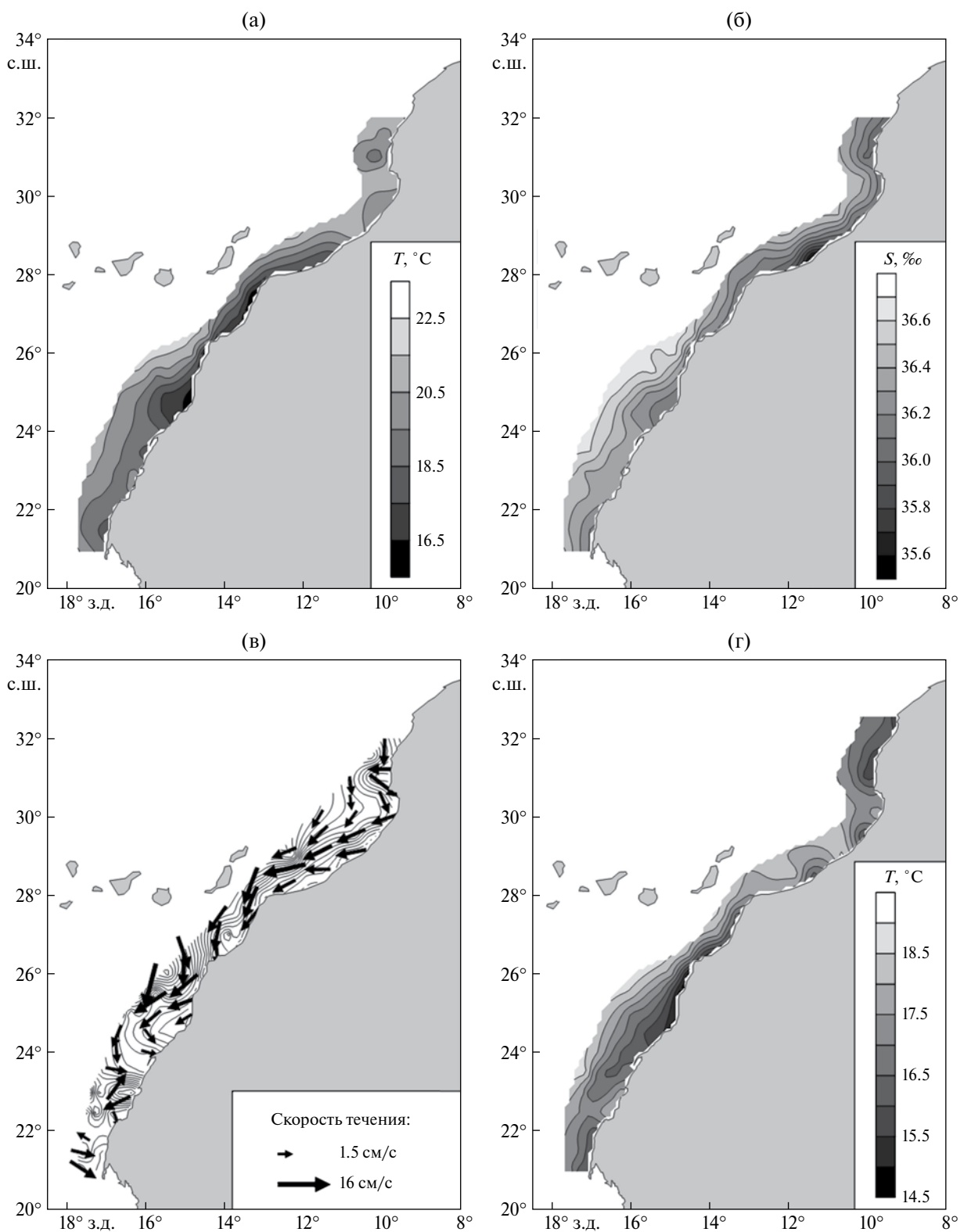


Рис. 4. Распределение температуры (а), солёности (б), скорость и направление течений (в) на горизонте 0 м относительно нулевой поверхности 500 м летом 1998 г., а также распределение температуры (г) на горизонте 0 м зимой 1998/1999 гг. вдоль побережья Марокко.

Мавритании, находящихся под влиянием ЮАЦВ [15]. Субдоминантное положение в сообществе занимал *Calanoides carinatus*, биотопически так же ассоциированный с ЮАЦВ [42].

Анализ гидрологических данных показал, что вдоль побережья Марокко в океанической зоне и над материковым склоном распространялась на юг с потоком Канарского течения относительно более теплая и соленая САЦВ (рис. 4 а–4 в). Более холодная и менее соленая апвеллинговая вода была приурочена к широкой зоне интенсивного прибрежного подъема вод, активно развивающегося в центральной части акватории исследований (24°–29° с.ш.). Около 25° с.ш. в океанической зоне Канарское течение резко отклонялось на запад, а в прибрежной зоне развивалась мощная циклоническая апвеллинговая циркуляция, выносящая прибрежные воды далеко мористее. На юге акватории исследований, между 21° и 24° с.ш., складывались специфические динамические условия. Во-первых, преобладала адвекция на шельф и последующее опускание океанических вод с низким содержанием биогенных элементов. Во-вторых, около 24° с.ш. между смежными циклонической и антициклонической циркуляционными ячейками развивалась широкая зона конвергенции, в которой также происходил даунвеллинг и формировался локальный поперечный блокирующий динамический фронт. СМФ, обычно расположенного летом около 21° с.ш., не наблюдалось, поскольку в период исследований он занимал аномально южное положение (17°–19° с.ш.).

Очевидно, что именно эти специфические динамические условия на акватории между 21°–24° с.ш., с одной стороны, препятствовали распространению на юг сообществ I и II, а с другой, приводили к формированию атипичного сообщества III.

Атипичное сообщество мезозoopланктона зимой 1998/1999 гг. В типичную картину также не укладывалось состояние зоопланктона зимой 1998/1999 гг. В этот период на шельфе между 25°–27° с.ш. обособлялось другое атипичное сообщество III, разрывавшее пространственное распределение сообщества I (рис. 3).

Численность и биомасса (3950 ± 2060 экз/м³ и 100 ± 60 мг/м³) этого сообщества были не так низки, как у описанного выше атипичного сообщества лета 1998 г., но, в среднем, в 1.5 раза ниже относительно смежного сообщества I (рис. 2). В нем доминировали неритические виды, в трофической структуре преобладали мелкие хвататели (табл. 3). Индексы видовой разнообразия и выравнимости были низкими (2.21 бит/экз и 0.46 соответственно), а в видовой структуре доминирующее положение занимал неритический вид *Oncaea curta*,

относительная численность которого составляла около 55% (табл. 6).

Распределение этого сообщества в поле температуры поверхности океана (рис. 4 г) свидетельствует о его биотопической приуроченности к водам очень интенсивного локального апвеллинга, где значение термического индекса апвеллинга составляло -4.17 °С, что, судя по данным Духовой [16], в два раза выше среднемноголетнего зимнего индекса в зоне Марокко (-1.99 °С).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный нами фаунистический список мезопланктона прибрежных вод Марокко [22], частично представленный в табл. 2, сопоставим со списками, приводимыми другими авторами [11, 12, 14, 45]. Так, все представители крупных таксонов, а также виды ветвистоусых ракообразных типичны для вод Канарского апвеллинга [11]. Некоторые из них играют важную роль в структуре сообщества. Щетинкочелюстные, аппендикулярии и личинки десятиногих раков обычно формируют основу биомассы [11, 30], а ветвистоусые *P. intermedius* и *E. spinifera* часто являются субдоминантами [22]. У других представителей наблюдаются локальные вспышки численности, когда на ограниченной акватории они временно занимают доминирующее положение (например, *P. avirostris*) [22] или становятся кодоминантами (например, *Gastropoda*) [21].

Полученный нами фаунистический список *Soropoda* составил около 40% от списка *Soropoda*, сформированного Вивесом [45]. Такие различия полученных результатов и литературных данных обусловлены, прежде всего, меньшей площадью исследованной нами акватории, ограниченной, кроме того, только эпипелагиалью. Именно поэтому подавляющее большинство видов, отсутствующих в нашем, но присутствующих в списке Вивеса [45], – океанические интерзональные или батипелагические.

Сравнивая наши результаты частоты встречаемости представителей мезозoopланктона с материалами предыдущих исследований [14], можно отметить, что состав константных, второстепенных и случайных таксонов остался неизменным на протяжении, по крайней мере, пяти лет. Более того, частота встречаемости наиболее изученных видов *Soropoda* вод побережья Марокко в значительной степени соответствовала частоте их встречаемости в прибрежных районах всего Североатлантического субтропического круговорота [31]. Все это указывает на высокую пространственно-временную устойчивость распределения фауны в районе исследований.

Выводы, полученные рядом авторов на основе фаунистических исследований, косвенно указывают на возможность объединения мезозопланктона в два основных обособленных сообщества. В одной из работ показано различие видового состава зоопланктона прибрежной и океанической зон [40]. В другом исследовании авторы выделили неритический, ассоциированный с зоной шельфа, и океанический, связанный с водами Канарского течения, комплексы видов [14]. Полученные нами результаты укладываются в общую картину, описанную указанными авторами. Более того, выделенный ими неритический комплекс видов является структурообразующим для сообщества I, а океанический комплекс видов — структурообразующим для сообщества II.

Как отмечено выше, сообщество I, биотопически приуроченное к прибрежным апвеллинговым водам, было сформировано преимущественно неритическими видами, характеризовалось высокой численностью и биомассой, относительно низкими индексами видового разнообразия и выравненности, стабильностью видовой структуры, в которой доминировали три неритических широкотропических константных по частоте встречаемости вида *P. indicus*, *A. clausi* и *O. curta*. Оно, очевидно, представляет собой типичное неритическое сообщество [4].

Сообщество II, биотопически приуроченное к водам Канарского течения, отличалось относительно низкой численностью и биомассой, более изменчивой структурой, более высокими индексами видового разнообразия и выравненности, менее стабильным составом видов-доминантов и субдоминантов, среди которых важное значение часто приобретали кодоминанты неритического сообщества I. Все это позволяет рассматривать сообщество II как дальненеритическое сообщество, развивающееся между первичным океаническим сообществом зоны халистазы и прибрежным неритическим сообществом [4]. Оно находится под мощным влиянием прибрежной фауны и обладает, судя по приведенным выше характеристикам, всеми свойствами сообществ экотонного типа: имеет высокое видовое разнообразие, изменчивую структуру, определяемую степенью воздействия неритической фауны. В этом сообществе должны существовать специфические краевые виды, роль которых, вероятно, выполняют *Calanus helgolandicus*, *Calanoides carinatus* и другие, еще не изученные в этом аспекте неритическо-океанические виды.

Выполненный анализ динамики численности и биомассы неритического и дальненеритического сообществ I и II не выявил статистически значимых сезонных различий, хотя летом средние значения в 1.5 и 1.7 раза выше, чем зимой. Ведущим фактором, определяющим интенсивность развития

планктона в водах восточных пограничных экосистем, является активность прибрежного апвеллинга, которая, в свою очередь, зависит от ветрового режима [9]. Сезонная динамика этих двух взаимосвязанных факторов обуславливает изменчивость обилия зоопланктона. Так, сезонный цикл интенсивности и положения пассатного переноса, активности и ширины зоны поднятия вод хорошо изучен в районе Марокко [33]. В соответствии с этим циклом весной и летом наблюдается устойчивое действие сильного северо-восточного пассата и максимальная активность апвеллинга вдоль всего побережья Марокко. Это и отражено в описанной нами тенденции к более высокому обилию мезозопланктона летом 1994–1998 гг. Зимой зона действия пассата сокращается, сдвигаясь к югу, где и остается более активным подъем вод. Это, вероятно, приводит к отмеченному незначительному снижению численности и биомассы мезозопланктона зимой 1993/1994–1998/1999 гг.

Изменения обилия зоопланктона в дальненеритическом сообществе II, биотопически ассоциированном с водами Канарского течения, как правило, происходили синхронно с аналогичными изменениями в неритическом сообществе I, развивающемся в прибрежных водах при непосредственном воздействии апвеллинга. Это явление иллюстрирует воздействие прибрежных апвеллинговых процессов на океаническое население вод восточных пограничных течений [9, 40]. Механизм воздействия, по-видимому, осуществляется двумя основными путями [39, 40]. Первый путь реализуется через разрушение апвеллинговых ячеек после ослабления пассата, а второй — посредством апвеллинговых филаментов.

В целом, вопросы, связанные с сезонной динамикой обилия зоопланктона в апвеллинговых экосистемах Мирового океана, все еще остаются дискуссионными. Одним авторам удается выявить циклические внутригодовые изменения в зоопланктоне, которые связаны с сезонным циклом апвеллинга [37, 44]. Другие авторы в тех же районах не обнаруживают не только выраженных сезонных изменений, но и зависимостей обилия зоопланктона от динамики абиотических факторов [36, 41]. Шелтон и др. [37] показали, что в апвеллинговой экосистеме, помимо сезонной изменчивости зоопланктона, существуют межгодовые изменения, сравнимые или даже большие, чем сезонные. В случае, когда не удается обнаружить сезонные циклы, преобладает межгодовая изменчивость, которая срывает сезонную. По-видимому, доминирование межгодовой изменчивости в экосистеме Канарского апвеллинга не позволила достоверно выявить на основе имеющихся в нашем распоряжении данных сезонную изменчивость обилия мезозопланктона.

Обсуждая зимние сообщества, эпизодически выявляемые в районе м. Кап-Блан, еще раз отметим, что их численность и биомасса были сопоставимы с таковыми смежных основных сообществ I и II, а их структура изменчива и своеобразна, но, как правило, они были сформированы неритическими видами, в трофической структуре преобладали тонкие фильтраторы. Их видовая структура отличалась обязательным и исключительным присутствием *Temora turbinata*. Считается, что этот поверхностный неритическо-океанический вид развивается только в теплых водах [43] и характерен для более южных районов, находящихся под влиянием ЮАЦВ.

Анализ зоопланктона побережья Мавритании показал, что рассматриваемые сообщества зимой и осенью занимают всю акваторию около м. Кап-Блан, обособляясь не только у побережья Марокко, но и распространяются южнее до 20° с.ш. [10]. На этой акватории в осенне-зимний период на глубинах ниже 40 м залегают смешанные воды подповерхностной фронтальной зоны, разделяющей Северную и Южную атлантические центральные водные массы. Их воздействие, вероятно, и обуславливает обособление этих сообществ. Таким образом, приуроченность сообществ у м. Кап-Блан к зоне смещения вод северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения, участие в формировании их структуры видов, населяющих ЮАЦВ, позволяет предположить, что они представляют собой сообщества экотонного типа, обособившиеся между неритическими и дальнеритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании, с другой.

Наконец, атипичное сообщество III, выявленное летом 1998 г. на акватории южнее 24° с.ш., развивалось в зоне мощной адвекции на шельф олиготрофных океанических вод. Оно имело аномально низкие значения численности и биомассы, сильно упрощенную биотопическую, трофическую, а также видовую структуру. Такие его особенности, по-видимому, отражали состояние деградации зоопланктона в условиях резкого нарушения биотопа, возникшего под действием специфических динамических процессов.

Другое атипичное сообщество, выявленное зимой 1998/1999 гг., биотопически было приурочено к “свежим” водам высокоинтенсивного локального апвеллинга. Известно, что в таких условиях создается мощное локальное поступление дополнительной внешней энергии, которая обычно нарушает пространственную однородность любого сообщества, усиливая его гетерогенность [7]. Высокоинтенсивный локальный подъем вод, очевидно, вызвал дифференцировку неритического сообщества и привел к обособлению нового сообщества,

отличающегося пониженной численностью и биомассой, упрощенной структурой, обусловленной доминированием только одного неритического вида *O. curta*.

В целом, полученные результаты еще раз подтверждают представление о том, что формирование планктонных сообществ связано со структурой биотопа, причем гидродинамические факторы оказывают преимущественное влияние на структурирование морских и океанических сообществ [7, 23]. Более того, относительно устойчивая структура и динамика вод обеспечивала устойчивое пространственно-временное распределение фауны прибрежных вод Марокко и устойчивую дифференцировку мезозoopланктона на два основных сообщества.

Авторы благодарят Е.Н. Науменко, Р.Н. Буруковского и Ч.М. Нигматуллина за продуктивное обсуждение основных проблем и результатов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров С.В. Биологическая продуктивность вод прибрежной экосистемы у побережья Северо-Западной Африки в 1994–2004 годах по показателям продукции фитопланктона и содержанию хлорофилла // Промыслово-океанологические исследования АтлантНИРО в 2004–2005 годах. Биопродуктивность вод и экология промысловых популяций. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 2007. Т. 2. С. 5–16.
2. Арашкевич Е.Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанология. 1969. Т. 9. № 5. С. 857–873.
3. Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии / Под ред. Розенберга Г.С. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37–67.
4. Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 291 с.
5. Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К. Центрально-Восточная Атлантика // Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана (по результатам исследований АтлантНИРО и Управления “Запрыбпромразведка”) / Под ред. Яковлева В.Н. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 146–195.
6. Букатин П.А., Кухоренко К.Г., Чернышков П.П. Сотрудничество СССР/России с Королевством Марокко и Исламской Республикой Мавритания в области морского рыболовства и рыбного хозяйства // Международная рыбохозяйственная

- деятельность Российской Федерации на современном этапе: сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО, 2010. Т. 149. С. 333–342.
7. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006. 285 с.
 8. Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
 9. Гейнрих А.К. Сравнительная экология планктонных океанических сообществ. М.: Наука, 1993. 160 с.
 10. Глушко О.Г., Лидванов В.В. Состав и структура зоопланктона прибрежных вод Мавритании в зимний период // Журн. Сибирского федерального университета. 2012. Вып. 5. № 2. С. 138–150.
 11. Гордеева К.Т., Шмелева А.А. Зоопланктон тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики / Под ред. Грезе В.Н. Киев: Наукова думка, 1971. С. 162–214.
 12. Гордеева К.Т., Шмелева А.А. Пелагические копеподы тропической Атлантики и особенности распределения их массовых видов // Видовой состав и распределение океанического планктона. Сб. науч. тр. Всерос. гидробиологического общества. М.: Наука, 1974. Т. 20. С. 109–143.
 13. Грезе В.Н. Основные этапы биологического изучения пелагиали тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики / Под ред. Грезе В.Н. Киев: Наукова думка, 1971. С. 10–16.
 14. Грузов Л.Н., Жигалова Н.Н., Месфуи А. Оценка сезонной динамики состояния планктонных сообществ в атлантических водах Марокко в 1994 году // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 1994–1995 годах: сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1996. Т. 1. С. 107–133.
 15. Доманевский Л.Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики. Калининград: АтлантНИРО, 1998. 196 с.
 16. Духова Л.А. Гидрохимическая структура и формирование биологической продуктивности вод в районе Канарского апвеллинга: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Калининград: БФУ, 2010. 22 с.
 17. Жигалова Н.Н. Межгодовая изменчивость зоопланктона у побережья Мавритании в летний период 1998–2000 годов // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2000–2001 годах: сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 2002. Т. 1. С. 85–94.
 18. Канаева И.П. Первые итоги советских планктологических исследований по программе МГГ-МГС в Атлантическом океане // Исследования по программе Международного геофизического года: сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО, 1962. Т. XLVI. С. 201–214.
 19. Каредин Е.П. Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона. Владивосток: ТИНРО, 1982. 29 с.
 20. Лидванов В.В., Жигалова Н.Н., Бутович Я.Ф. Зоопланктонные базы данных и их эксплуатация в АтлантНИРО // Комплексные и гидробиологические базы данных: ресурсы, технологии и использование. Адаптация гидробионтов: матер. молодежных школ (Азов, октябрь 2005 г.). Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2005. С. 67–70.
 21. Лидванов В.В., Жигалова Н.Н., Кудерский С.К. Вертикальное распределение мезозоопланктона в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпасатного течений // Океанология. 2010. Т. 50. № 3. С. 356–364.
 22. Лидванов В.В., Кукуев Е.И., Кудерский С.К., Грабко О.Г. Таксономический состав мезозоопланктона экосистемы Канарского течения (побережье Марокко) // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2013. Т. 6. № 3. С. 289–311.
 23. Моисеев П.А. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов. М.: Наука, 1986. С. 3–6.
 24. Носков А.С., Виноградов В.И., Романченко А.Н. Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносорборщиком “Бонго” и их обработке. Калининград: АтлантНИРО, 1983. 36 с.
 25. Павлов В.Я. О распределении планктона в районе м. Кап-Блан // Океанология. 1968. Т. 8. № 3. С. 479–486.
 26. Пастернак А.Ф. Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 50 с.
 27. Рудяков Ю.А. О суточных вертикальных миграциях пелагических животных в районе Канарских островов // Океанология. 1979. Т. 19. № 2. С. 305–310.
 28. Самышев Э.З. Питание некоторых массовых видов копепод в Гвинейском заливе // Продуктивная зона Экваториальной Атлантики и условия ее формирования: Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1971. С. 216–271.
 29. Семенова С.Н., Кудерский С.К. Особенности развития фитоцены у атлантического побережья Королевства Марокко в холодный и теплый сезоны 1994–1999 годов // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2000–2001 годах. Атлантический океан и юго-восточная часть Тихого океана: Сб. науч. тр. Атлант. НИИ

- рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 2002. Т. 1. С. 72–85.
30. Хромов Н.С. Некоторые данные о планктоне района Дакар-Фритаун (по материалам X и XII рейсов научно-исследовательского судна “МИХАИЛ ЛОМОНОСОВ”, 1961–1962 гг.) // Исследования по программе Международного геофизического года: Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО, 1962. Т. 46. С. 393–404.
 31. Хромов Н.С. Особенности распределения некоторых массовых видов копепод в зонах соприкосновения с берегами Северного субтропического круговорота вод Атлантического океана // Бюллетень Миртового океана: Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО, 1973. Т. 84. № 4. С. 81–112.
 32. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 2. М.: Наука, 2005. 337 с.
 33. Чернышков П.П., Сирота А.М., Тимохин Е.Н. Структура и динамика вод Канарского и Бенгальского апвеллингов в Атлантическом океане и их влияние на популяции пелагических рыб. Калининград: АтлантНИРО, 2005. 198 с.
 34. Яковлев В.Б. Статистика. Расчеты в Microsoft Excel. М.: КолосС, 2005. 352 с.
 35. Arístegui J., Barton E.D., Álvarez-Salgado X.A. et al. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling // Progress in Oceanography. 2009. № 83. P. 33–48.
 36. Bode M., Kreiner A., van der Plas A.K. et al. Spatio-temporal variability of copepod abundance along the 20°S monitoring transect in the Northern Benguela Upwelling System from 2005 to 2011 // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 5. P. 1–13.
 37. Chelton D.B., Bernal P.A., McGowan J.A. Large-scale interannual physical and biological interaction in the California Current // J. of Marine Res. 1982. V. 40. № 4. P. 1095–1123.
 38. Clarke K.R., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation (2nd edition). Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001. 175 p.
 39. Hernández-Guerra A., Arístegui J., Cantón M., Nykjaer L. Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using Coastal Zone Colour Scanner data // International Journal of Remote Sensing. 1993. V. 14. № 7. P. 1431–1437.
 40. Hernández-León S., Gómez M., Arístegui J. Meso-zooplankton in Canary Current System: The coastal-ocean transition zone // Progress in Oceanography. 2007. V. 74. P. 397–421.
 41. Hidalgo P., Escribano R. Coupling of life cycle of the copepods *Calanus chilensis* and *Centropages brachiatus* to upwelling induced variability in the central-southern region of Chile // Progress in Oceanography. 2007. V. 75. № 3. P. 501–517.
 42. Postel L., Arndt E.A., Brenning U. Rostock zooplankton studies off West Africa // Helgoland Marine Res. 1995. V. 49. № 1–4. P. 829–847.
 43. Turner J.T. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Temora turbinata* and *T. stylifera* from continental shelf and slope waters near the mouth of the Mississippi River // Marine Biology. 1984. V. 82. P. 73–83.
 44. Verheye H.M., Hutchings L., Huggett J.A., Painting S.J. Mesozooplankton dynamics in the Benguela ecosystem, with emphasis on the herbivorous copepods // South African Journal of Marine Science. 1992. V. 12. № 1. P. 561–584.
 45. Vives F. Sur les copépodes de la région CINECA (Parties nord et centrale) // Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer. 1982. V. 180. P. 289–296.

Mesozooplankton Communities Structure in the Coastal Waters of Morocco

V. V. Lidvanov, O. G. Grabko, E. I. Kukuev, T. G. Korolkova

Mero- and holoplanktonic organisms belonging to 23 taxa and typical for the Canary upwelling ecosystem were found. There seven species among Cladocera, and 164 species, 7 genera among Copepoda were identified. Copepoda fauna was primarily formed by epipelagic, oceanic, widely-tropical species, but neritic and neritic-oceanic widely-tropical species definitely created a faunal background of the area. Two main communities – neritic biotopically associated with the coastal upwelling water, and distant-neritic associated with the waters of the Canary Current were revealed. The first community had high abundance and biomass (5700 and 260 ind/m³ 40 mg/m³) and was mainly formed by neritic species. The trophic structure was formed by the thin filter-feeders, mixed-food consumers and small grabbers. The dominant species of the community were *Paracalanus indicus*, *Acartia clausi* and *Oncaea curta*. Indices of species diversity of Shannon (3.07 bit/ind) and evenness of Pielou (0.63) were relatively low. The second community was characterized by relatively low abundance and biomass (1150 ind/m³ and 90 mg/m³), more variable biotopic, trophic, species structures, and higher Shannon (3.99 bit/ind) and Pielou (0.75) indices. Statistically significant seasonal differences in the abundance and biomass of these communities are not identified. In the summer 1998 and winter 1998/99 the anomalous mesozooplankton states were revealed.