УДК 591.524.12 (261.77)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖЬЯ МАРОККО В 2004–2007 ГОДАХ

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

ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
slavalidvanov@mail.ru

Лидванов В.В., Грабко О.Г., Кукуев Е.И., Королькова Т.Г. Таксономический состав и структура мезозоопланктона побережья Марокко в 2004–2007 годах // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Том 1, №. 3. Калининград: АтлантНИРО. С. 117–131.

У побережья Марокко (21–33° с.ш.) над глубинами 20–1000 м в слое 0–100 м были собраны 309 проб мезозоопланктона на 3 съемках в июне–октябре и 4 съемках в ноябре–декабре 2004–2007 гг. Исследованная акватория населена типичными для экосистемы Канарского апвеллинга меро- и голопланктонными организмами, относящимися к 23 крупным таксонам. Идентифицировано 7 видов ветвистоусых раков (Cladocera) и 176 видов веслоногих раков (Copepoda). Фауна последних была представлена преимущественно океаническими поверхностными широкотропическими видами, но неритические и нерито-океанические широкотропические виды имели наибольшую встречаемость. Выявлены два основных сообщества – неритическое и дальненеритическое. Неритическое сообщество распространялось над шельфом и материковым склоном и биотопически было ассоциировано с водами прибрежного апвеллинга. Оно характеризовалось высокими численностью и биомассой (20 тыс. экз./м^3 и 770 мг/м^3). В его биотопической структуре доминировала неритическая экологическая группа, в трофической структуре – тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели, а в видовой структуре – три неритических широкотропических константных по частоте встречаемости вида *Paracalanus indicus, Acartia clausi* и *Oncaea curta*. Индексы видового разнообразия и выравненности сравнительно низкие (2,84 бит/экз. и 0,59). Дальненеритическое сообщество было распространено в океанической части и над материковым склоном и биотопически было связано с водами Канарского течения. Оно отличалось относительно низкими численностью и биомассой (4300 экз./м^3 и 340 мг/м^3). В его биотопической структуре преобладали нерито-океанические виды; в трофической структуре – тонкие фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре состав доминантных и субдоминантных видов варьировал, но в число структурообразующих видов всегда входили океанические и нерито-океанические представители рода *Clausocalanus*. Сообщество имело высокие индексы видового разнообразия (4,06 бит/экз.) и выравненности (0,72). В обоих типах сообществ сезонные изменения не выявлены.

Ключевые слова: зоопланктон, структура и динамика сообществ, видовое разнообразие, экосистема района Канарского апвеллинга

Lidvanov V.V., Grabko O.G., Kukuev E.I., Korol'kova T.G. Taxonomic composition and mesozooplankton structure off the coast of Morocco in 2004–2007 // Trudy AtlantNIRO. 2017. New series. Vol. 1, № 3. Kaliningrad: AtlantNIRO Publ. P. 117–131.

309 mesozooplankton samples were collected off the coast of Morocco (21–33°N) over depths of 20 to 1000 m in the horizon 0–100 m in course of 3 surveys carried out in June-October and 4 surveys conducted in November–December 2004–2007. There mero- and holoplanktonic organisms belonging to 23 macro-taxons including 7 cladocerean species and 176 copepod species were identified. Fauna of Copepoda was primarily formed by epipelagic oceanic widely-tropical species, but neritic and nerito-oceanic widely-tropical species had the highest frequency of occurrence. The two main neritic and distant-neritic communities were revealed. The neritic community

was distributed over the shelf and the continental slope, it was associated with the waters of coastal upwelling. It had a high abundance and biomass (20 ths. ind./m^3 and 770 mg/m^3) and was mainly formed by neritic species. The fine filter-feeders, organisms with the mixed food type and small-sized graspers had dominated in its trophic structure. Neritic widely-tropical species *Paracalanus indicus, Acartia clause* and *Oncaea curta* dominated in the species structure of the community. Shanon's diversity (2.84 bit/ind.) and Pielou's evenness (0.59) indices were relatively low. The distant-neritic community inhabits in the oceanic and the continental slope waters of the Canary Current. It was relatively low in abundance and biomass (4300 ind./m^3 and 340 mg/m^3) with predominant of nerito-oceanic species. Fine filter-feeders and small-sized graspers dominated in its trophic structure. The composition of dominants and subdominants was variable, but among the structure-forming species there were always oceanic and neritic-oceanic species of the genus *Clausocalanus*. The community had high Shanon's (4.06 bit/ind.) and Pielou's (0.72) indices. In both types of communities no seasonal changes were identified.

Keywords: zooplankton, community structure and dynamics, biodiversity, Canary Current upwelling ecosystem

Введение

Прибрежье Марокко – важнейший район международного рыболовства и крупнейший район экосистемы Канарского апвеллинга [Arístegui et al., 2009]. Источниками вод прибрежья 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. Они движутся в крупномасштабных субтропических антициклонических системах Северной и Южной Атлантики, важными звеньями которых служат 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, обусловливающие гидрологические и экологические особенности всего района [Лидванов и др., 2010]. Благодаря им экосистема Канарского апвеллинга становится высокопродуктивной: величина первичной продукции превышает 1 гС/м^2·сут, концентрация хлорофилла – 1 г/м^2, биомасса и численность фитопланктона – 100 млн кл./м^3 и 400 мг/м^3, биомасса и численность мезозоопланктона – 800 мг/м^3 и 36 тыс. экз./м^3. Благодаря короткой пищевой цепи отмечаются высокая продукция и большая биомасса пелагических видов рыб на уровне около 9 млн т [Малинин и др., 2002].

Целенаправленное изучение зоопланктона атлантического прибрежья Африки начато в 20-х годах XX столетия с экспедиции датской шхуны «Дана», продолжено Данией в середине 40-х годов на яхте «Атлантида» и в начале 50-х годов – на судне «Галатея» [Грезе, 1971]. К началу 1950-х годов эти исследования вышли на международную арену. Первая многонациональная программа, в которой участие принимали советские океанологи, была реализована в 1957–1959 гг. под эгидой Международного геофизического года. Далее, в 1960-х годах выполнены исследования в рамках программы Международного сотрудничества по исследованию Тропической Атлантики (ЭКВАЛАНТ). И, наконец, последней крупнейшей программой исследований, выполненной с участием 14 стран в 1970–1977 гг., была программа СИНЕКА.

Первая советская научно-промысловая экспедиция в район Канарского апвеллинга организована в мае 1957 г. на БМРТ «Казань» (БалтНИРО, г. Калининград) [Букатин и др., 2010]. Позднее на судах АтлантНИРО и управления «Запрыбпромразведка» в этом районе проведено более 50 морских экспедиций с целью оценки биомассы и распределения промысловых видов рыб; только эпизодически и попутно здесь проводили планктонные работы. С 1994 г. АтлантНИРО в рамках межправительственных соглашений Российской Федерации с Королевством Марокко начал комплексные исследования экосистемы района Канарского апвеллинга на НИС «Атлантида» и «Атлантниро».

Работы, проведенные в районе Канарского апвеллинга, позволили сформировать представления о его планктонной фауне, об особенностях горизонтального и вертикального рас-

пределения, закономерностях образования скоплений зоопланктона, биологии некоторых массовых видов [Канаева, 1962; Хромов, 1962; Павлов, 1968; Гордеева, Шмелева, 1971, 1974; Петрова, 1971; Рудяков, 1979; Postel et al., 1995; Berraho et al., 2015]. Однако полученные результаты были основаны на материалах эпизодических сборов, выполненных на ограниченных по площади полигонах. Поэтому важные экологические вопросы, касающиеся ценотической организации зоопланктона, распределения его сообществ и локализации ценотических границ между ними, сезонной и межгодовой динамики, до сих пор остаются открытыми. Тем не менее ряд фаунистических исследований косвенно указывает на возможность существования двух основных сообществ зоопланктона. В одном из них показано различие видового состава зоопланктона прибрежной и океанической зон [Hernández-León et al., 2007]. В другом исследовании авторы выделили неритический, ассоциированный с зоной шельфа, и океанический, связанный с водами Канарского течения, комплексы видов [Грузов и др., 1996].

Цель работы – на основе материалов съемок 2004–2007 гг. проанализировать состав и структуру фауны мезопланктона вод прибрежья Марокко, исследовать особенности его горизонтального распределения и динамику, в том числе ценотическую организацию, биотопическую, трофическую и видовую структуры сообществ.

Материал и методика

Материалом послужили пробы мезозоопланктона, собранные в 200-мильной ИЭЗ Марокко в научно-исследовательских рейсах на СТМ «Атлантида» и «Атлантниро» в 2004–2007 гг. Всего использованы результаты обработки 309 проб, собранных в трех летних (июнь-октябрь) и четырех осенних (ноябрь-декабрь) съемках.

Станции на полигоне исследований располагались над глубинами 20–1000 м на широтных разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль (рис. 1). Пробы собраны в светлое время суток в поверхностном слое 0–100 м (дно) планктоносборщиком «Бонго-20» (площадь раскрытия 0,03 м^2, фильтрующее сито с ячеей 168 мкм; счетчик объема профильтрованной воды фирмы Hydrobios Apparatebau GmbH) при ступенчато-косом лове [Носков и др., 1983]. Планктоносборщик «Бонго-20» был рекомендован к использованию Национальной службой морского рыболовства США по регулированию, оценке и прогнозированию морских ресурсов, а затем и ФАО [Posgay, Marak, 1980]. Его оснастка сетным полотном из газа № 38 (ячея 168 мк) обеспечивает хороший облов мезозоопланктонной размерной группировки [Самышев, 1980].

Использованная методика сбора позволила провести облов неритической пелагиали, населенной, как показали предыдущие исследования, неритическим комплексом видов [Грузов и др., 1996; Лидванов и др., 2010], и облов верхних 100 м океанической эпипелагиали, населенной до глубины 100–200 м поверхностным океаническим комплексом видов вод Канарского течения [Грузов и др., 1996; Лидванов и др., 2010].

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике [Каредин, 1982]. Синонимию верифицировали по ITIS [www.itis.gov]. Расчет численности и сырой биомассы отдельных таксонов (экз./м^3 и мг/м^3) на каждой станции в слое сбора выполнен в *FoxPro 6.0* с использованием оригинальной программы [Лидванов и др., 2005].

При оценке трофической структуры мезозоопланктона учтена относительная численность следующих трофических групп: фильтраторов (тонких и грубых), организмов со смешанным типом питания и хватателей (мелких и крупных) [Арашкевич, 1969; Самышев, 1971; Самышев и др., 1986; Пастернак, 2009]. Биотопическая структура оценена по соотношению численности трех экологических групп Copepoda – неритической, нерито-океанической и океанической [Беклемишев, 1969; Vives, 1982]. По особенностям батиметрического распределения Copepoda разделены на поверхностные и интерзональные [Виноградов, 1968; Vives, 1982]. Оценена их относительная численность. Встречаемость таксонов определена как отношение количества станций, на которых отмечен таксон, к общему количеству станций. При характеристике встречаемости принята следующая шкала: константные таксоны – частота

встречаемости более 50 %, второстепенные – 25–50 %, случайные – менее 25 % [Баканов, 2005].

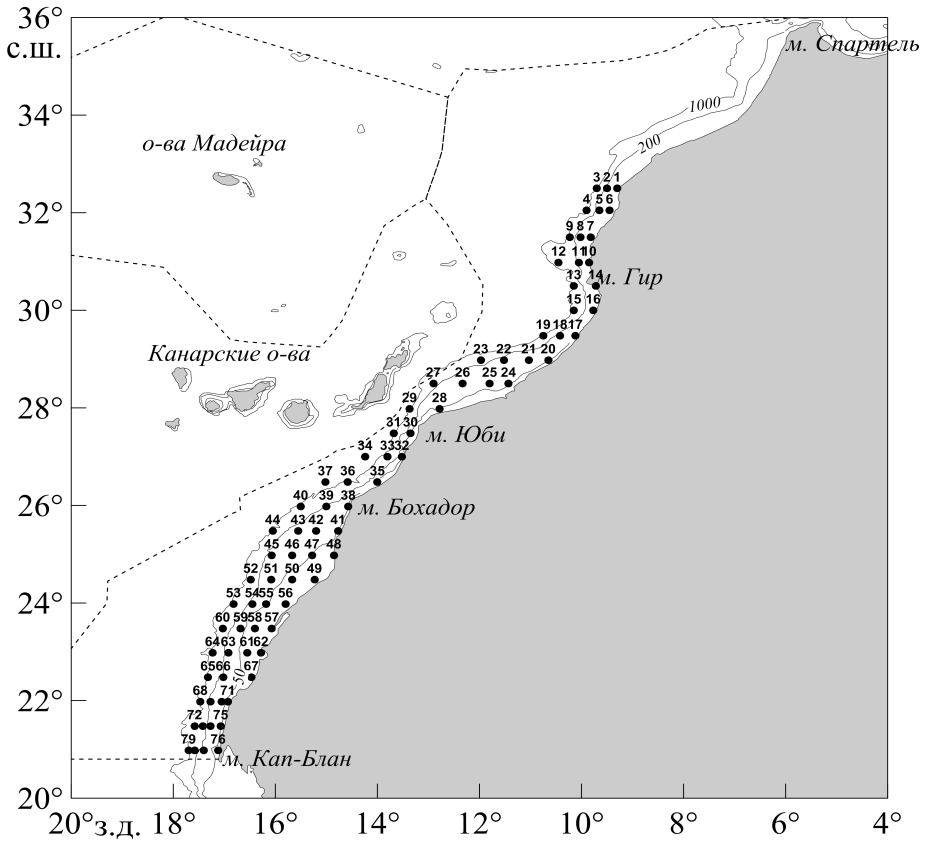

Рис. 1. Стандартная схема расположения гидробиологических станций вдоль прибрежья Марокко
Fig. 1. Standard scheme of the hydrobiological stations location along the coast of Morocco

Статистический анализ проведен общепринятыми методами в пакетах программ *Microsoft Office Excel* [Яковлев, 2005] и *PRIMER®6* [Clarke, Warwick, 2001]. Сообщества мезозоопланктона выделены методом кластерного анализа стандартизированных и трансформированных (взятием корня квадратного) данных численности таксонов по коэффициенту сходства Брея-Кертиса. Рассчитаны средние величины и их ошибки (m), индексы разнообразия Шеннона (H', $\log_2$) и выравненности Пиелу (E) по данным численности таксонов, достоверность различий видовой структуры сообществ (ANOSIM-тест, SIMPROF-тест, PRIMER®6). Проверка гипотезы о существовании сезонных различий численности и биомассы сообществ мезозоопланктона выполнена с помощью критерия Фишера при уровне значимости $p \leq 0{,}05$.

Результаты

Состав мезозоопланктона и частота встречаемости

В исследованном районе идентифицированы меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к 23 крупным таксонам рангом выше рода. Среди Cladocera выявлено 7 видов; среди Copepoda – 176 видов, а также представители 7 родов, которые не определены до вида.

Среди представителей константных по встречаемости крупных таксонов (кроме Copepoda и Cladocera) практически повсеместно были распространены щетинкочелюстные, личинки десятиногих раков и аппендикулярии; реже встречались личинки и икринки рыб, эвфаузииды и брюхоногие моллюски (табл. 1). Шесть представителей второстепенных таксонов отмечены на 30–40 % станций. Среди случайных таксонов амфиподы и сифонофоры отмечены на 20 % стан-

ций, сальпы и равноногие ракообразные – на 10 %, остальные (кумовые и ротоногие ракообразные, головоногие моллюски, иглокожие и головохордовые) встречались значительно реже.

Таблица 1

Состав групп константных и второстепенных таксонов. Fr – встречаемость. Для видов Copepoda даны их экологические характеристики, заимствованные из работы [Лидванов и др., 2013]: Н. – неритический, Н-О. – нерито-океанический, О. – океанический, П. – поверхностный, Инт. – интерзональный, ШТ. – широкотропический (биотопом служат САЦВ и ЮАЦВ), СЦ. – североцентральный (биотопом служит САЦВ), ЮЦ. – южноцентральный (биотопом служит ЮАЦВ); высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.)

Composition of constant and secondary taxa groups. Fr – frequency of occurrence. Ecological characteristics for Copepoda species taken from (Lidvanov et al., 2013) are given: Н. – neritic, Н-О. – nerito-oceanic, О. – oceanic, П. – surface, Инт. – interzonal, ШТ. – widely-tropical (the biotope is NACW and SACW), СЦ. – north-central (the biotope is NACW), ЮЦ – south-central (the biotope is SACW); high latitudes (в.ш.), boreal zone (б.з.)

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Fr, %
	биотопическая	батиметрическая		
Константные				
Paracalanus indicus	Н.	П.	ШТ.	92
Oncaea curta	Н.	П.	ШТ.	89
Chaetognatha				87
Acartia clausi	Н.	П.	ШТ.	87
Centropages chierchiae	Н-О.	П.	ШТ.	86
Decapoda				82
Appendicularia				77
Temora stylifera	Н.	П.	ШТ.	76
Oithona plumifera	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	73
Clausocalanus spp. (копеподиты)				71
Euterpina acutifrons	Н.	П.	ШТ.	67
Pisces (икринки и личинки)				65
Oithona nana	Н.	П.	ШТ.	61
Oncaea media	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	57
Evadne spinifera				57
Oithona brevicornis	Н-О.	П.	СЦ.	55
Calanus helgolandicus	Н-О.	Инт.	СЦ.	54
Clausocalanus jobei	Н-О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	53
Euphausiacea				52
Gastropoda				51
Podon intermedius				50
Calanoides carinatus	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	50
Второстепенные				
Nannocalanus minor	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	47
Ctenocalanus vanus	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	47
Penilia avirostris				47
Calocalanus contractus	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	45
Mecynocera clausi	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	44
Doliolida				40
Mysida				39
Polychaeta				38
Farranula rostrata	Н-О.	П.	ШТ.	38
Calocalanus styliremis	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	37
Ostracoda				37
Oncaea mediterranea	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	37
Acartia danae	О.	П.	ШТ.	34
Clausocalanus furcatus	Н-О.	П.	ШТ.	34

Corycaeus latus	О	П.	ШТ.	34
Oncaea venusta				31
Lucicutia flavicornis				30
Clausocalanus paululus	О.	П.	ШТ.	30
Cyrripedia				28
Bivalvia				27
Clausocalanus arcuicornis				26
Corycaeus giesbrechti	Н.	П.	ШТ.	25
Neocalanus gracilis	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	25

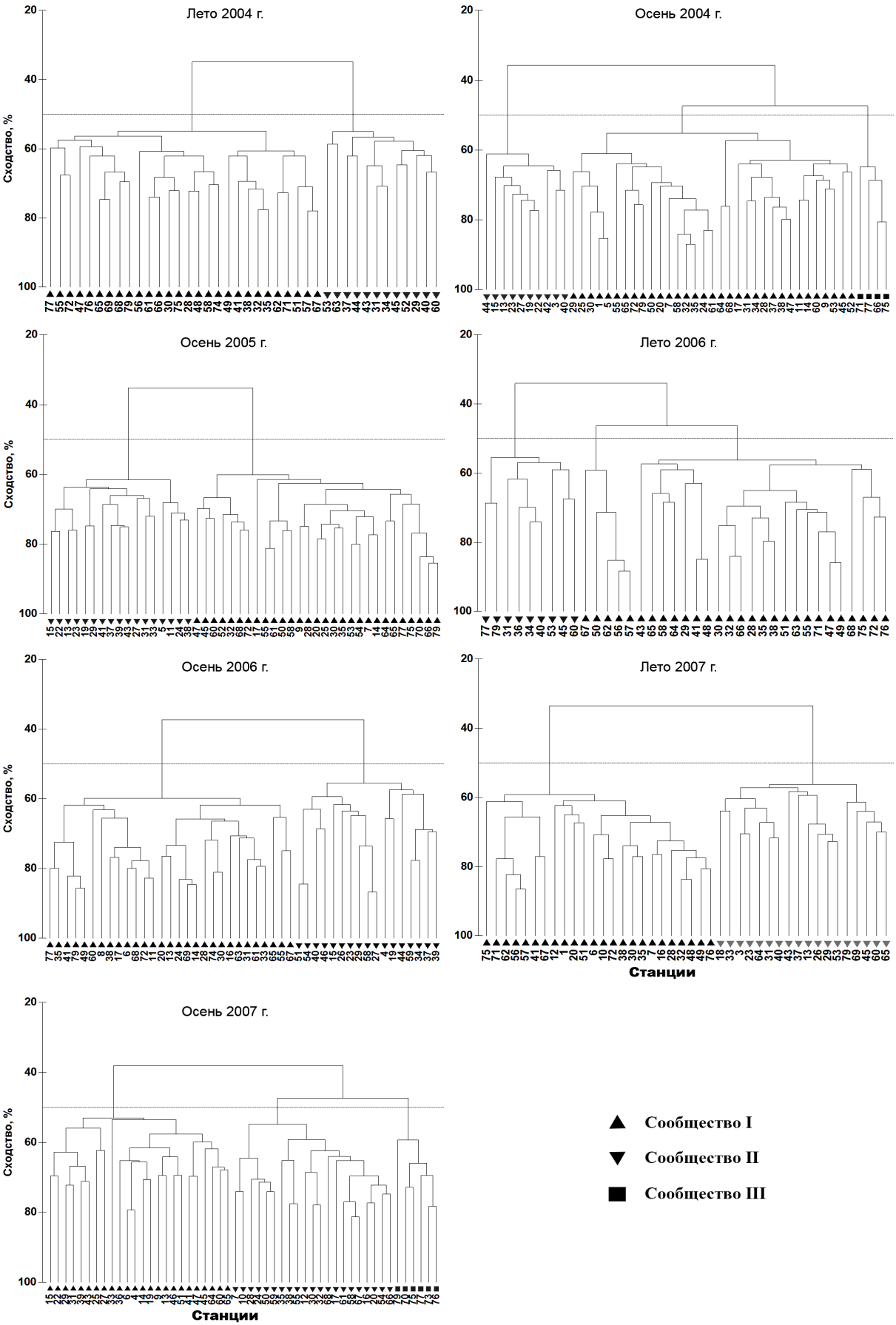

Рис. 2. Дендрограммы кластерного анализа стандартизированных и трансформированных данных численности таксонов мезозоопланктона прибрежья Марокко

Fig. 2. Dendrograms of cluster analysis of the standardized and transformed data on the mesozooplankton taxa abundance in the coastal waters of Morocco

Среди ветвистоусых ракообразных *Evadne spinifera*, *Podon intermedius* и *Penilia avirostris* обнаружены на 50–60 % станций, а *Pseudevadne tergestina* и *Evadne nordmanni* – лишь на 20–25 % (табл. 1). Остальные виды (*Pleopis polyphemoides* и *Podon leuckartii*) имели частоту встречаемости менее 10%. Из 176 видов Copepoda только 13 видов – константные (табл. 1). Основу этой группы создавали поверхностные неритические и нерито-океанические широкотропические виды. Группа второстепенных таксонов была представлена 16 видами Copepoda, один из них – неритический (*Corycaeus giesbrechti*), а остальные – поверхностные широкотропические океанические или нерито-океанические. Группа случайных таксонов включала 147 видов Copepoda; из них океанических видов – 87 %, поверхностных – 56 %, широкотропических – 78 %.

Ценотическая организация и структура сообществ мезозоопланктона прибрежья Марокко

Результаты многомерного анализа (рис. 2) свидетельствуют, что на протяжении всего периода исследований статистически достоверно (судя по не приведенным здесь результатам ANOSIM-анализа) и стабильно выделялись два крупных кластера I и II. Кроме того, осенью 2004 и 2007 гг. дифференцировался небольшой кластер III. Полученным кластерам присвоен экологический статус обособленных сообществ мезозоопланктона [Clarke, Warwick, 2001].

Сообщество I. Характеризовалось высокими численностью и биомассой (20000±3800 экз./м^3 и 770±180 мг/м^3) (рис. 3). В среднем эти показатели осенью были в 1,5 раза выше, чем летом, но статистически значимых сезонных (и межгодовых) различий не выявлено (для численности: критерий Фишера F=2,3, уровень значимости p=0,2, критическое значение критерия Фишера $F_{кр}$=7,9; для биомассы: F=2,0; P=0,3; $F_{кр}$=7,9).

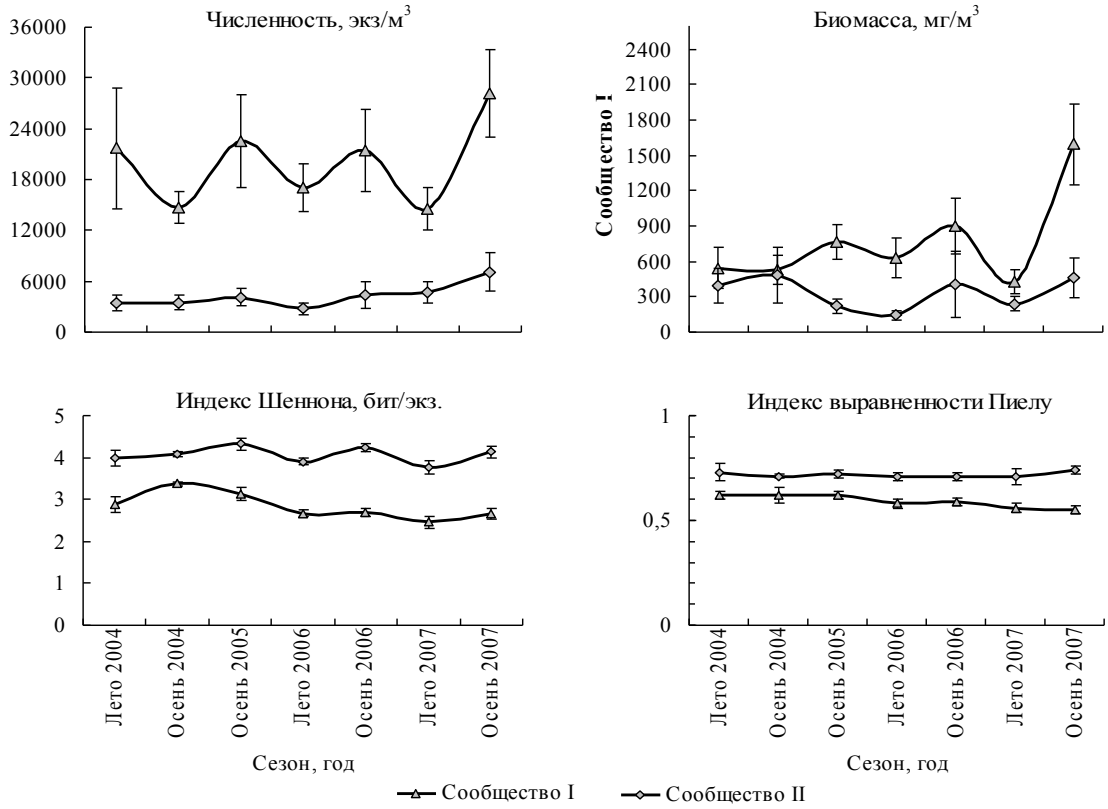

Рис. 3. Динамика численности и биомассы, индексов Шеннона и Пиелу основных сообществ мезозоопланктона прибрежья Марокко

Fig. 3. Dynamics of abundance, biomass, Shanon's diversity and Pielou's evenness of the main mesozooplankton communities in the coastal waters of Morocco

Летом и осенью сообщество формировали преимущественно неритические (85 %, здесь и далее – относительная численность) виды копепод (табл. 2). В его трофической структуре преобладали мелкие хвататели (40 %), тонкие фильтраторы (35 %) и организмы со смешанным типом питания (18 %). Индексы видового разнообразия и выравненности составляли 2,84±0,15 бит/экз. и 0,59±0,03 соответственно (рис. 3).

Таблица 2

Биотопическая и трофическая структуры сообществ мезозоопланктона прибрежья Марокко
Biotopic and trophic structure of the mesozooplankton communities in the coastal waters of Morocco

Параметр	Лето 2004 г.		Осень 2004 г.			Осень 2005 г.		Лето 2006 г.
	Сообщество							
	I	II	I	II	III	I	II	I
	Относительная численность, %							
– неритических видов	85	51	72	18	92	80	30	91
– нерито-океанических видов	13	38	20	53	7	15	49	7
– океанических видов	2	11	9	29	1	5	21	2
– тонких фильтраторов	31	39	36	58	51	38	42	27
– грубых фильтраторов	4	13	5	3	6	7	4	4
– организмов со смешанным типом питания	20	13	16	8	12	11	7	27
– мелких хватателей	43	31	39	25	27	40	40	40
– крупных хватателей	1	3	3	5	3	3	6	1
– непитающихся	1	1	1	1	1	1	1	1

Параметр	Лето 2006 г.	Осень 2006 г.		Лето 2007 г.		Осень 2007 г.		
	Сообщество							
	II	I	II	I	II	I	II	III
	Относительная численность, %							
– неритических видов	39	80	39	95	52	91	44	57
– нерито-океанических видов	45	15	39	3	37	7	38	40
– океанических видов	16	5	22	2	11	2	18	3
– тонких фильтраторов	48	36	44	32	46	43	46	44
– грубых фильтраторов	6	6	6	5	8	5	8	10
– организмов со смешанным типом питания	8	18	10	14	10	16	8	20
– мелких хватателей	33	37	35	47	32	34	34	24
– крупных хватателей	2	2	4	1	3	1	3	1
– непитающихся	3	1	1	1	1	1	1	1

В видовой структуре доминировали три неритических широкотропических константных по встречаемости вида веслоногих ракообразных – *Acartia clausi*, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta* (табл. 3). Субдоминанты, как правило, были представлены разными видами Cladocera, реже – веслоногими ракообразными *Centropages chierchiae* и *Oithona nana*. Отличия видовой структуры сообщества I, развивающегося летом 2004–2007 гг. и осенью 2004–2007 гг., статистически недостоверны (ANOSIM-анализ, R=0,32, p=77%). Это свидетельствует об отсутствии выраженной сезонной и межгодовой динамики видовой структуры сообщества I.

Сообщество I обычно распределялось над шельфом и материковым склоном (рис. 4). 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 за пределы шельфа. Однако такой вынос зоопланктона за пределы шельфа был слабо выражен летом и осенью 2007 г. Помимо этого, отмечались ситуации, когда сообщество широко распространялось в океаническую зону не только к югу, но и к северу от м. Бохадор (например, осенью 2004 г.). Независимо от сезона сообщество I биотопически связано с водами прибрежного апвеллинга (рис. 4). Граница распространения сообщества в значительной степени совпадала с пространственным распределением изотермы, отделявшей воды апвеллинга от вод Канарского течения. Выносу сообщества I за пределы

шельфа способствовала прибрежная циклоническая циркуляция, развивавшаяся в зоне апвеллинга (например, в районе 30–32°с.ш. летом и осенью 2007 г.) (рис. 5).

Таблица 3

Относительная численность структурообразующих видов сообществ мезозоопланктона прибрежья Марокко, %. I – сообщество I, II – сообщество II, III – сообщество III
Relative abundance of the structure-forming species of the mesozooplankton communities in the coastal waters of Morocco, %. I – community I, II – community II, III – community III

Лето 2004 г.				Осень 2004 г.	
I		II		I	
Acartia clausi	19	Appendicularia	12	*Oncaea curta*	25
Paracalanus indicus	14	*Temora stylifera*	8	*Paracalanus indicus*	16
Oncaea curta	12	Clausocalanus spp. cop. I-V	8	*Acartia clausi*	10
Evadne spinifera	9	*Oithona plumifera*	6	Clausocalanus sp. I-V cop.	6
Pleopsis polyphemoides	5	*Penilia avirostris*	6	*Centropages chierchiae*	4
Appendicularia	4	*Oncaea curta*	6	*Penilia avirostris*	3
Прочие	37	Прочие	54	Прочие	36
Осень 2004 г.				Осень 2005 г.	
II		III		I	
Clausocalanus sp. III-V cop.	27	*Paracalanus indicus*	48	*Oncaea curta*	23
Oithona plumifera	10	*Oncaea curta*	11	*Paracalanus indicus*	22
Penilia avirostris	8	*Acartia clausi*	11	*Acartia clausi*	9
Mecynocera clausi	4	*Oncaea media*	5	*Centropages chierchiae*	4
Oncaea media	4	*Euterpina acutifrons*	4	Appendicularia	3
Oncaea curta	4	*Temora turbinata*	4	*Podon intermedius*	3
Прочие	43	Прочие	17	Прочие	36
Осень 2005 г.		Лето 2006 г.			
II		I		II	
Clausocalanus sp. III-V cop.	16	*Paracalanus indicus*	27	Clausocalanus spp. cop. I-V	13
Oncaea curta	14	*Oncaea curta*	22	*Paracalanus indicus*	8
Oncaea media	8	*Acartia clausi*	13	Appendicularia	8
Oithona plumifera	6	*Penilia avirostris*	11	*Oncaea media*	8
Paracalanus indicus	4	*Evadne spinifera*	6	*Penilia avirostris*	7
Clausocalanus furcatus	4	*Centropages chierchiae*	2	*Oithona plumifera*	6
Прочие	48	Прочие	19	Прочие	50
Осень 2006 г.				Лето 2007 г.	
I		II		I	
Paracalanus indicus	25	Clausocalanus sp. I-V cop.	17	*Paracalanus indicus*	29
Oncaea curta	19	*Paracalanus indicus*	10	*Oncaea curta*	20
Acartia clausi	11	*Oncaea media*	9	*Acartia clausi*	13
Centropages chierchiae	5	*Penilia avirostris*	6	*Podon intermedius*	9
Evadne spinifera	4	*Oithona plumifera*	5	*Oithona nana*	5
Appendicularia	3	*Temora stylifera*	3	*Euterpina acutifrons*	5
Прочие	33	Прочие	50	Прочие	19
Лето 2007 г.		Осень 2007 г.			
II		I		II	
Paracalanus indicus	18	*Paracalanus indicus*	27	Clausocalanus sp. I-V cop.	12
Clausocalanus spp. cop. I-V	9	*Oncaea curta*	22	*Paracalanus indicus*	9
Oncaea curta	7	*Acartia clausi*	13	*Oncaea curta*	9
Oncaea media	6	*Penilia avirostris*	11	*Penilia avirostris*	7
Temora stylifera	5	*Evadne spinifera*	6	*Oncaea media*	6
Centropages chierchiae	5	*Centropages chierchiae*	2	*Temora stylifera*	4
Прочие	50	Прочие	19	Прочие	53
		Осень 2007 г.			
		III			
		Paracalanus indicus	32		
		Oncaea media	14		
		Centropages chierchiae	11		
		Acartia clausi	9		
		Temora turbinata	3		
		Penilia avirostris	2		

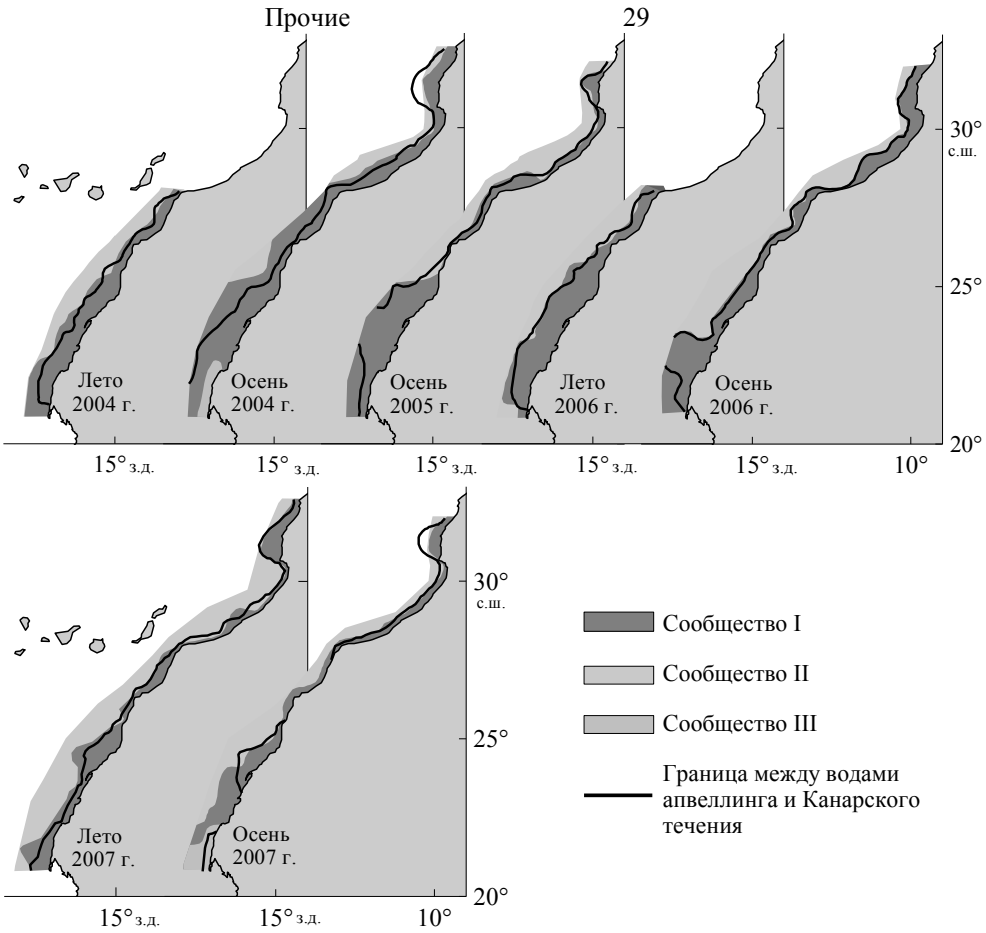

Рис. 4. Пространственное распределение сообществ мезозоопланктона вдоль прибрежья Марокко
Fig. 4. Spatial distribution of the mesozooplankton communities along the coast of Morocco

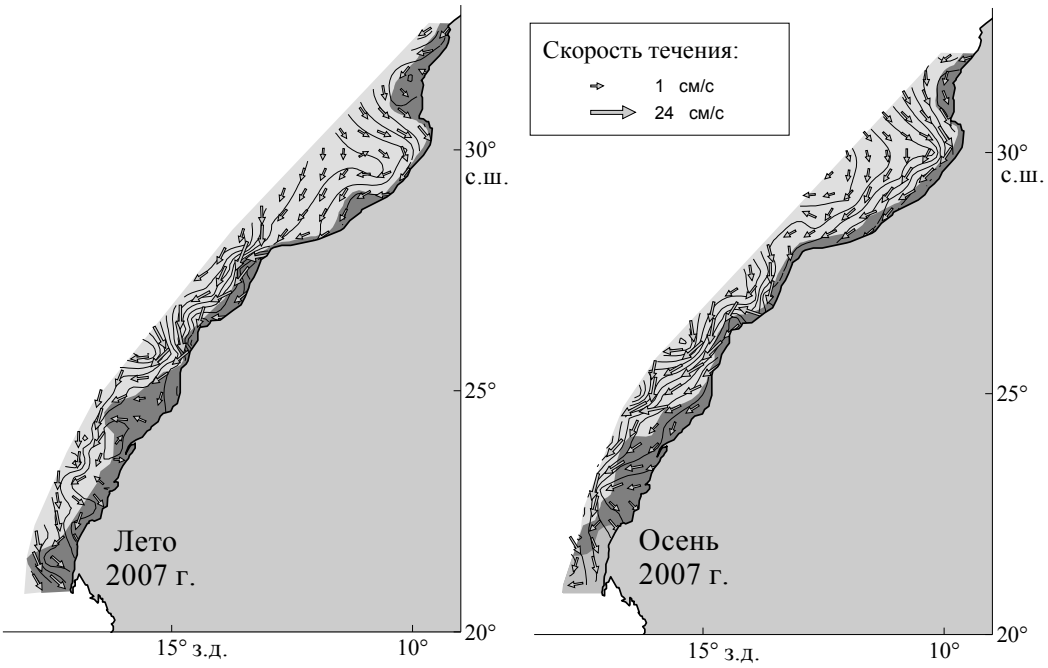

Рис. 5. Распределение сообществ мезозоопланктона в поле геострофических потоков на горизонте 0 м относительно нулевой поверхности 500 м летом и осенью 2007 г. Обозначение распределения сообществ как на рис. 4
Fig. 5. Distribution of the mesozooplankton communities in the geostrophic flows on the surface relative to the depth of 500 m in the summer and autumn 2007.

The designation of the distribution communities as in Fig. 4

Сообщество II. Отличалось относительно низкими численностью и биомассой (4300±1250 экз./м^3 и 340±140 мг/м^3) (рис. 3). Повышенные летом (в среднем в 1,5 раза) значения обилия статистически так же не были достоверными (для численности: F=3,1; p=0,2; $F_{кр}$=7,9; для биомассы: F=1,1; p=0,4; $F_{кр}$=7,9).

Летом и осенью сообщество формировали преимущественно нерито-океанические (43 %) и неритические (39 %) виды (табл. 2). Тем не менее относительная численность океанических видов всегда была в несколько раз выше, чем в сообществе I. Основу трофической структуры создавали тонкие фильтраторы (46 %) и мелкие хвататели (33 %); роль организмов со смешанным типом питания (9 %) была менее существенной, чем в сообществе I. По сравнению с сообществом I индексы видового разнообразия и выравненности были выше в 1,5 раза и составляли 4,06±0,13 бит/экз. и 0,72±0,03 соответственно (рис. 3).

Видовая структура сообщества была более изменчивой, и состав доминантов и субдоминантов менее стабилен (табл. 3). Обычно в состав структурообразующих видов входили океанические и нерито-океанические представители *Clausocalanus spp.*, *Oithona plumifera, Oncaea media, Centropages chierchiae*. Кодоминанты неритического сообщества (*Acartia clausi*, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta*) так же часто входили в состав структурообразующих видов, иногда и в роли доминантов. Помимо Copepoda, важную роль в его видовой структуре играли ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* и аппендикулярии.

Отличия видовой структуры сообщества II, развивающегося летом 2004–2007 гг. и осенью 2004–2007 гг., так же статистически недостоверны (ANOSIM-анализ, R=0,01, p=62 %), что свидетельствует об отсутствии выраженной сезонной и межгодовой динамики видовой структуры этого сообщества.

Сообщество II обычно распространялось в океанической части и над материковым склоном. Южнее м. Бохадор его, как правило, вытесняло сообщество I (рис. 4). Нередки также случаи его проникновения на шельф (например, осенью 2005 г.). Сообщество II биотопически было 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 воды апвеллинга от вод Канарского течения. Проникновению на шельф сообщества II способствовали антициклонические меандры Канарского течения (например, в районе 28–30°с.ш. летом и осенью 2007 г.) (рис. 5).

Сообщество III. Сообщество III спорадически дифференцировалось осенью на юге прибрежья Марокко между м. Кап-Блан и м. Барбас. Оно распространялось и над шельфом, и в океанической части (осень 2007 г.), либо только над шельфом (осень 2004 г.) (рис. 4). Оно всегда было ассоциировано с зоной, находящейся под влиянием смешанных вод СМФ, которые в осенне-зимний период распространяются на глубинах ниже 40 м.

Численность и биомасса сообщества III, развивавшегося осенью 2004 г., составляли 10740±7980 экз./м^3 и 220±110 мг/м^3, а осенью 2007 г. – 8190±1000 экз./м^3 и 400±230 мг/м^3. Полученные значения были сопоставимы с показателями обилия смежных основных сообществ I (осень 2004 г.) и II (осень 2007 г.).

Структура сообщества III была изменчивой и своеобразной (табл. 2). Осенью 2004 г. в его биотопической структуре доминировали неритические виды, а осенью 2007 г. – неритические и нерито-океанические. Его трофическая структура определялась тонкими фильтраторами. Осенью 2004 г. индексы видового разнообразия и выравненности имели минимальные значения (H'=2,57±0,21 бит/экз., E=0,57±0,05), а осенью 2007 г. – промежуточные значения – бóльшие, чем у смежного сообщества I, и меньшие, чем у смежного сообщества II (H'=3,36±0,19 бит/экз., E=0,69±0,07). Видовая структура (табл. 3) в основных чертах близка либо к сообществу I (осень 2004 г.), либо к сообществу II (осень 2007 г.). В качестве структурообразующих одновременно выступали и неритические (*Acartia clausi*, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta*), и нерито-океанические виды (*Oncaea media*, *Centropages chierchiae*). Своеобразие видовой структуры сообщества III заключалось в обязательном и исключительном присутствии *Temora turbinata* в качестве структурообразующего вида.

Обсуждение

Полученный нами фаунистический список мезопланктона прибрежья Марокко [Лидванов и др., 2013], частично представленный в таблице 1, сопоставим со списками, приводимыми другими авторами [Гордеева, Шмелева, 1971, 1974; Vives, 1982]. Так, все представители крупных таксонов, а также виды ветвистоусых ракообразных типичны для вод Канарского апвеллинга. Некоторые из них играют важную роль в структуре сообщества. Щетинкочелюстные, аппендикулярии и личинки десятиногих раков обычно формируют основу биомассы [Гордеева, Шмелева, 1971; Хромов, 1962], а ветвистоусые *Podon intermedius* и *Evadne spinifera* часто являются субдоминантами [Лидванов и др., 2013]. У других представителей наблюдаются локальные вспышки численности, когда на ограниченной акватории они временно занимают доминирующее положение (например, *Penilia avirostris*) или становятся кодоминантами (например, Gastropoda).

Полученный нами фаунистический список Copepoda составил около 40 % от списка Copepoda, сформированного Вивесом [Vives, 1982]. Такие различия полученных результатов и литературных данных обусловлены, прежде всего, меньшей площадью исследованной нами акватории, ограниченной, кроме того, только эпипелагиалью. Поэтому подавляющее большинство видов, отсутствующих в нашем списке, но присутствующих в списке Вивеса [Vives, 1982], – океанические интерзональные или батипелагические.

Сравнивая наши результаты встречаемости представителей мезозоопланктона с материалами предыдущих исследований [Грузов и др., 1996], 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 Copepoda вод прибрежья Марокко в значительной степени соответствовала частоте их встречаемости в прибрежных районах всего Североатлантического субтропического круговорота [Хромов, 1973]. 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 существования двух основных обособленных сообществ мезозоопланктона [Грузов и др., 1996; Hernández-León et al., 2007]. 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. Выделенные сообщества были типизированы с привлечением концепции архитектонического комплекса пелагических сообществ К.В. Беклемишева [Беклемишев, 1969].

Сообщество I, биотопически приуроченное к водам прибрежного апвеллинга, сформировано преимущественно неритическими видами и характеризовалось высокими численностью и биомассой, низкими индексами видового разнообразия и выравненности, стабильностью видовой структуры, очевидно, представляет собой типичное неритическое сообщество.

Сообщество II, биотопически приуроченное к водам Канарского течения, отличалось относительно низкими 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. Это сообщество экотонного типа, находящееся под мощным модифицирующим влиянием прибрежной фауны, что и обусловливает его высокое видовое разнообразие, изменчивую структуру, важную роль неритических видов.

Выяснение происхождения и причин дифференцировки сообщества III, выявляемого эпизодически у м. Кап-Блан, требует более тщательного изучения района, расположенного южнее полигона исследований. Но уже сейчас предварительный анализ мезозоопланктона

вод побережья Мавритании показал, что это сообщество зимой и осенью обособляется не только в области Марокко, но и распространяется южнее до 20°с.ш., занимая всю акваторию около м. Кап-Блан (20–22°с.ш.) [Глушко, Лидванов, 2012]. Пространственная приуроченность этого сообщества к зоне смешения вод северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения, а также участие в формировании его структуры южноцентральных видов, биотопически приуроченных к ЮАЦВ (в частности, *Temora turbinata*), позволяют предположить, что оно представляет собой сообщество экотонного типа, формирующееся между неритическими и дальненеритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании – с другой.

Результаты анализа численности, биомассы и видовой структуры свидетельствуют об отсутствии выраженных сезонных и межгодовых изменений в неритическом сообществе I и дальненеритическом сообществе II. Динамика зоопланктона в районе Канарского апвеллинга практически не изучена [Postel et al., 1995, Hernández-León et al., 2007]. Известно, что ведущим фактором, определяющим интенсивность его развития, является активность прибрежного апвеллинга, которая зависит от ветрового режима. Обычно весной и летом вдоль всего побережья Марокко наблюдается устойчивое действие северо-восточного пассата и максимальная активность апвеллинга. Осенью и зимой зона действия пассата сокращается, сдвигаясь к югу, где и сохраняется интенсивный подъем вод. Но в 2004–2007 гг., судя по данным С.К. Кудерского [Лидванов и др., 2011], в районе Марокко установился период усиленной циклонической активности и интенсивного апвеллинга вдоль всего прибрежья без выраженных сезонных изменений. По-видимому, именно такими гидрологическими условиями могут быть объяснены особенности временной изменчивости мезозоопланктона в 2004–2007 гг.

Вопросы, связанные с сезонной динамикой зоопланктона в апвеллинговых экосистемах Мирового океана, все еще остаются дискуссионными. Одним авторам удалось выявить циклические внутригодовые изменения в зоопланктоне, которые связаны с сезонным циклом апвеллинга [Chelton et al., 1982; Verheye et al., 1992]. Другие авторы в тех же районах не обнаружили ни сезонных изменений, ни зависимостей обилия зоопланктона от динамики абиотических факторов [Bode et al., 2014; Hidalgo, Escribano, 2007]. Шелтон с соавторами показали, что в апвеллинговой экосистеме, помимо сезонной изменчивости зоопланктона, существуют межгодовые изменения, сравнимые или даже бóльшие, чем сезонные [Chelton et al., 1982]. В случае, когда не удается выявить сезонные циклы, преобладает межгодовая изменчивость. Она и скрывает сезонную изменчивость [Chelton et al., 1982]. Вероятно, в экосистеме Канарского апвеллинга доминировала межгодовая изменчивость, которая на основе имеющихся в нашем распоряжении данных не позволила достоверно выявить сезонную изменчивость обилия и структуры мезозоопланктона.

В целом полученные результаты еще раз подтверждают представление о том, что структурирование и дифференцировка зоопланктона определялись структурой и динамикой вод в районе исследований. Это подтверждает представление о том, что биотоп действует как матрица, на которой формируются планктонные сообщества [Моисеев, 1986], причем именно гидродинамические факторы оказывают преимущественное влияние на их структурирование [Бурковский, 2006]. Более того, относительно устойчивая структура и динамика вод, по-видимому, обеспечивала отмеченную выше пространственно-временную стабильность распределения фауны и устойчивую дифференцировку мезозоопланктона, по крайней мере на два основных сообщества.

Список литературы

Арашкевич Е.Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанология. 1969. Т. 9, № 5. С. 857–873.

Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНЦ РАН. 2005. С. 37–67.

Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 1969. 291 с.

Букатин П.А., Кухоренко К.Г., Чернышков П.П. Сотрудничество СССР/России с Королевством Марокко и Исламской Республикой Мавритания в области морского рыболов-

ства 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. 333–142.

Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2006. 285 с.

Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.

Глушко О.Г., Лидванов В.В. Состав и структура зоопланктона прибрежных вод Мавритании в зимний период // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2012. Вып. 5, № 2. С. 138–150.

Гордеева К.Т., Шмелева А.А. Зоопланктон тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. Киев: Наукова думка, 1971. С. 162–214.

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. / Всесоюзн. гидробиол. общество. Т. 20. М.: Наука, 1974. С. 109–143.

Грезе В.Н. Основные этапы биологического изучения пелагиали тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. Киев: Наукова думка, 1971. С. 10–16.

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.

Канаева И.П. Первые итоги советских планктонологических 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.

Каредин Е.П. Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона. Владивосток: ТИНРО. 1982. 29 с.

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.

Лидванов В.В., Жигалова Н.Н., Кудерский С.К. Вертикальное распределение мезозоопланктона в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений // Океанология, 2010. Т. 50, № 3. С. 356–364.

Лидванов В.В., Кудерский С.К., Глушко О.Г. Межгодовая динамика зоопланктона в экосистеме Канарского течения // Матер. XV Конф. по пром. океанологии, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича (Светлогорск, Калининградская обл., 12–17 сентября 2011 года). Калининград: АтлантНИРО, 2011. С. 159–161.

Лидванов В.В. [и др.]. Таксономический состав мезозоопланктона экосистемы Канарского течения (побережье Марокко) / Лидванов В.В., Кукуев Е.И., Кудерский С.К., Грабко О.Г. // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2013. Т. 6, № 3. С. 289–311.

Малинин В.Н., Чернышков П.П., Гордеева С.М. Канарский апвеллинг: крупномасштабная изменчивость и прогноз температуры воды. СПб.: Гидрометеоиздат, 2002. 154 с.

Моисеев П.А. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов. М.: Наука, 1986. С. 3–6.

Носков А.С., Виноградов В.И., Романченко А.Н. Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносборщиком «Бонго» и их обработке. Калининград: АтлантНИРО. 1983. 36 с.

Павлов В.Я. О распределении планктона в районе м. Кап-Блан // Океанология. 1968. Т. 8, № 3. С. 479–486.

Пастернак А.Ф. Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт: автореф. дис. … д-ра биол. наук. М.: Ин-т океанологии РАН, 2009. 50 с.

Петрова Г.Б. Сезонные изменения в планктоне рыбопромыслового района Кап-Блан // Рыбопромысловые исследования сырьевых ресурсов Восточной Атлантики: сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1971. Вып. 41. С. 154-164.

Рудяков Ю.А. О суточных вертикальных миграциях пелагических животных в районе Канарских островов // Океанология. 1979. Т. 19, № 2. С. 305–310.

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.

Самышев Э.З. О сравнительной уловистости сетей Бонго, изготовленных из разных газов // Экол. моря. 1980. Вып. 3. С. 65.

Самышев Э.З., Волошина Г.В., Будниченко Э.В. Трофическая структура антарктического зоопланктона // Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. М.: Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова, 1986. С. 34–56.

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.

Хромов Н.С. Особенности распределения некоторых массовых видов копепод в зонах соприкосновения с берегами Северного субтропического круговорота вод Атлантического океана // Бонитет Мирового океана: сб. науч. тр. / Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО, 1973. Т. 84. № 4. С. 81–112.

Яковлев В.Б. Статистика. Расчеты в Microsoft Excel. М.: Колос, 2005. 352 с.

Arístegui J.[et al.]. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling / Barton E.D., Álvarez-Salgado X.A., Miguel P. Santos A., Figueiras F.G., Kifani S., Hernández-León S., Mason E., Machú E., Demarcq H. // Progress in Oceanography. 2009. №83. P. 33–48.

Berraho A. [et al.]. Zooplankton in the Canary Current Large Marine Ecosystem // Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem: IOC Technical Series / Berraho A., Somoue L., Hernández-León S., Valdés L. / Paris: IOC-UNESCO, 2015. № 115. P. 183–195.

Bode M. [et al.]. Spatio-temporal variability of copepod abun-dance along the 20°S monitoring transect in the Northern Benguela Upwelling System from 2005 to 2011 / Kreiner A., van der Plas A.K., Louw D.C., Horaeb R., Auel H., Hagen W. // PLoS ONE. 2014. V. 9. №5. P. 1–13.

Chelton D.B., Bernal P.A., McGowan J.A. Large-scale interannual physical and biological interaction in the California Current // Journal of Marine Research, 1982. Vol. 40, № 4. P. 1095–1123.

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.

Hernández-León S., Gómez M., Arístegui J. Mesozooplankton in Canary Current System: The coastal-ocean transition zone // Progress in Oceanography, 2007. Vol. 74. P. 397–421.

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. Vol. 75, № 3. P. 501–517.

Posgay J.A., Marak R.R. The MARMAP BONGO Zooplankton Samplers // Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science, 1980. Vol. 1. P. 91–99.

Postel L., Arndt E.A., Brenning U. Rostock zooplankton studies off West Africa // Helgolan Marine Research, 1995. Vol. 49, № 1–4. P. 829–847.

Verheye H.M. [et al.]. Mesozooplankton dynamics in the Benguela ecosystem, with emphasis on the herbivorous copepods / Hutchings L., Huggett J.A., Painting S.J. // South African Journal of Mar. Sci., 1992. Vol. 12, № 1. P. 561–584.

Vives F. Sur les copépodes de la région CINECA (Parties nord et centrale) // Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 1982. Vol. 180. P. 289–296.