

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА
В ВОДАХ ГВИНЕИ-БИСАУ В ЯНВАРЕ 2013 ГОДА**

О.Г. Грабко, Н.П. Дюшков,
В.В. Лидванов, Т.Г. Королькова

ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
ksana-glushko@yandex.ru

Грабко О.Г., Дюшков Н.П., Лидванов В.В., Королькова Т.Г. Видовой состав, структура и пространственное распределение фито- и зоопланктона в водах Гвинеи-Бисау в январе 2013 года // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Том 1, №. 3. Калининград: АтлантНИРО. С. 132–149.

Проведен анализ видового состава и количественных характеристик сообществ фито- и зоопланктона в ИЭЗ Гвинеи-Бисау над глубинами 25–500 м в январе 2013 г. 53 пробы фитопланктона были собраны на 33 станциях на горизонте 0 и 25 м. 20 проб зоопланктона отобраны сетью «Бонго-20» на 20 станциях в слое 0–100 м или 0-дно методом ступенчатого лова. Идентифицировано 178 видов фитопланктона. Его численность и биомасса составляли 425 ± 88 тыс. кл./л и $1,08 \pm 0,38$ мг/л. Численность свыше 2 млн кл./л отмечена на севере района, что обусловлено массовым развитием синезеленых водорослей рода *Trichodesmium*. Основу биомассы создавали диатомовые водоросли. Наибольшая биомасса фитопланктона на шельфе наблюдалась в распресненных, насыщенных биогенами прибрежных водах. Зоопланктон представлен 160 видами/таксонами меро- и голопланктонных организмов. Численность и биомасса мезозоопланктона составляли 9315 ± 2195 экз./м³ и 582 ± 137 мг/м³. Зона его интенсивного развития (более 20 тыс. экз./м³ и 1 г/м³) располагалась также в водах шельфа, подверженных воздействию материкового стока. По численности доминировали остракоды и мелкоразмерные веслоногие ракообразные: неритический *Paracalanus indicus* и нерито-океаническая *Oncaea media*. Основу биомассы создавали щетинкочелюстные, остракоды и сальпы. Главными абиотическими факторами, определяющими интенсивность развития и регулирующими структуру как фито-, так и зоопланктона, являются температура, соленость и в меньшей степени содержание биогенных элементов.

Ключевые слова: фитопланктон, мезозоопланктон, планктонное сообщество, трофическая и биотопическая структуры, количественные характеристики

Grabko O.G., Dyushkov N.P., Lidvanov V.V., Korol'kova T.G. Species composition, structure and spatial distribution of phyto- and zooplankton in the waters of Guinea-Bissau in January 2013 // Trudy AtlantNIRO. 2017. New series. Vol. 1. № 3. Kaliningrad: AtlantNIRO Publ. P. 132–149.

The analysis of species composition and quantitative characteristics of phyto- and zooplankton communities off the coast of EEZ of Guinea-Bissau over the depth 25–500 m was carried out in January 2013. 53 samples of phytoplankton were collected at 33 stations on the horizon 0 and 25 m. 20 samples of zooplankton were obtained by a plankton network «Bongo-20» at 20 stations in the horizons 0–100 m or 0-bottom by method of stepped-oblique haul. 178 species of phytoplankton have been identified in the studied area. The abundance and biomass of phytoplankton was 425 ± 88 ths.cells /liter (l) and 1.08 ± 0.38 mg/l. The abundance more than 2 mln.cells/l was observed in the north of the studied area that was determined by the massive development of blue-green algae of

the genus *Trichodesmium*. The diatoms constituted a main part of biomass value. The highest values of phytoplankton biomass were located in the shelf zone with freshened, nutrients saturated coastal waters. Among the zooplankton, 160 species/taxa of mero- and holoplankton organisms have been identified. The abundance and biomass of mesozooplankton amounted to 9315 ± 2195 ind./m³ and 582 ± 137 mg/m³. The zone of intensive development of mesozooplankton (abundance and biomass more than 20 thousand ind./m³ and 1 g/m³) was also located in the shelf-water modified by continental runoff. There ostracods and small-sized copepods dominated by abundance: neritic *Paracalanus indicus* and nerito-oceanic *Oncaea media*. The basis of biomass consisted of chaetognats, ostracods and salps. The main abiotic factors determining the intensity of development and regulating the structure of both phyto- and zooplankton are temperature, salinity and concentration of biogenic elements.

Key words: phytoplankton, mesozooplankton, plankton community, trophic and biotopic structure, quantitative characteristics

Введение

Прибрежные воды Гвинеи-Бисау относятся к южной части крупнейшей апвеллинговой экосистемы Канарского течения [Ibe, 2002]. Здесь с 1970 г. в АтлантНИРО выполняли научно-промысловые исследования. Их целью, как правило, были оценки биомассы и распределения промысловых видов рыб. Исследования фито- и зоопланктона здесь не проводились. Во время последней экспедиции АтлантНИРО в 1990 г. были выполнены учетные донные траловые, акустические и ихтиопланктонные съемки в экономических зонах Сьерра-Леоне, Гвинеи-Бисау и Гвинеи (Конакри). После распада СССР промысел и научно-поисковые работы в водах Гвинеи-Бисау на долгое время были приостановлены.

В апреле 2011 г. было заключено соглашение о сотрудничестве в области рыболовства с правительством Гвинеи-Бисау. В 2012–2013 гг. несколько траулеров России вели промысел пелагических рыб в ИЭЗ Гвинеи-Бисау по коммерческим лицензиям. Зимой 2013 г. был выполнен научно-исследовательский рейс для исследования запасов пелагических видов рыб и среды их обитания в ИЭЗ Гвинеи-Бисау. Частично были опубликованы результаты этой экспедиции с описанием гидрологической ситуации [Шнар и др., 2013] и состава, и количественных характеристик ихтиопланктона [Архипов и др., 2015]. Выполненные в рейсе работы включали и сбор проб фито- и зоопланктона. Цель данного сообщения – описание результатов обработки этих проб, с попыткой анализа взаимосвязи полученных данных с факторами окружающей среды.

Материал и методы

В работе использованы данные комплексной съемки, проведенной в 59-м рейсе СТМ «Атлантида» (АтлантНИРО) с 02 по 10 января 2013 г. у побережья Гвинеи-Бисау от 09°58' до 12°00' с.ш. Гидрологические станции, выполненные до дна или до 1000 м, были расположены на широтных акустических галсах, расстояние между которыми не превышало 15 миль. На каждой станции определяли температуру, соленость по всему профилю зондирования и отбирали пробы воды для определения содержания растворенного кислорода и минерального фосфора. Подробное описание проведенных гидрологических работ представлено в работе [Шнар и др., 2013]. Первичные гидрохимические и термohалинные данные, проанализированные нами в данной работе, любезно предоставлены сотрудниками Регионального центра данных (РЦД) АтлантНИРО, ведущими базу данных «Океанография океанических районов».

Сбор фито- и зоопланктона проводили над глубинами 25–500 м на параллельных широтно-ориентированных разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На 33 станциях собрано 53 батиметрические пробы фитопланктона объемом 1 л на

горизонтах 0 и 25 м (рис. 1А). Пробы фиксировали раствором Люголя с добавлением ледяной уксусной кислоты, концентрировали методом отстаивания. Камеральная обработка проб выполнена в камере типа «Учинская» объемом 0,01 мл с использованием микроскопа «Биомед-5». По результатам камеральной обработки была рассчитана численность клеток в пробе. Биомасса фитопланктона оценена с помощью метода геометрического подобия, выделены виды – доминантны (>10% общей биомассы) и субдоминанты (5–10%) [О методах изучения фитопланктона..., 1979].

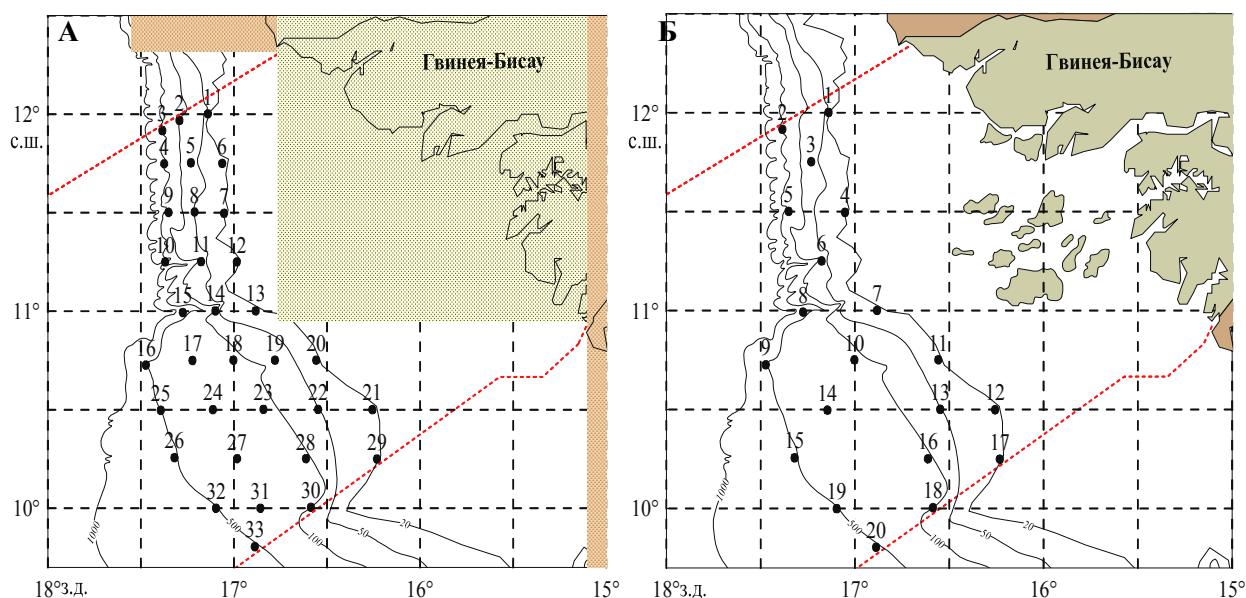


Рис. 1. Станции сбора проб фитопланктона (А) и зоопланктона (Б) в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Fig. 1. Phytoplankton (A) and zooplankton (B) sampling stations in the waters of Guinea-Bissau in January 2013

На 20 станциях 20 проб зоопланктона были собраны в дневное время сетью «Бонго-20» (площадь входного отверстия 0,03 м², газ № 38) методом ступенчато-косого траления в поверхностном слое 0–100 м или 0-дно (рис. 1Б). Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике. Основное внимание было уделено веслоногим и ветвистоусым ракообразным. По возможности их идентифицировали до вида. Меро- и голопланктонные организмы других таксономических групп определяли, как правило, до таксонов более высокого ранга. По результатам обработки рассчитаны общая численность и сырая биомасса зоопланктона, а также его отдельных таксонов (экз./м³, мг/м³) в слоях сбора проб [Инструкция по количественной обработке..., 1982; Носков, 1983; Современные методы..., 1983; Лидванов, 2005].

При анализе трофической структуры выделены три основные трофические группы мезозoopланктона: фильтраторы (тонкие и грубые), организмы со смешанным типом добывания пищи и хвататели (мелкие и крупные). Были выделены трофические группы, используя классификацию Дж. Мушлина [Mouchline, 1998] с учетом современных данных [Кондратьева, 2003; Павловская, 2001]. Изменчивость биотопической структуры мезозoopланктона оценена по распределению трех экологических групп копепоид – неритической, нерито-океанической и океанической. Принадлежность каждого вида копепоид к той или иной группе определена по Ф. Вивесу [Vives, 1982]. По особенностям батиметрического распределения копепоиды разделены на поверхностные, интерзональные и батипелагические [Виноградов, 1968; Vives, 1982]. По частоте встречаемости различали: константные (более 50 %), второстепенные (25–50 %), случайные (менее 25 %) [Баканов, 2005].

Статистическая обработка материала – с использованием пакетов программ Office Excel, PRIMER® 6, Surfer 10. Зависимость зоопланктона от комбинаций абиотических факторов выявлена благодаря использованию метода множественной ранговой корреляции Спирмена с помощью BEST-анализа в пакете программ PRIMER® 6 [Clarke, 2001].

Результаты

Гидрологическая характеристика района исследований

В период исследований гидрологические особенности побережья Гвинеи-Бисау определялись взаимодействием теплых и соленых вод Южной атлантической центральной водной массы с водами материкового стока (рис. 2). Климатический Сенегало-Мавританский фронт, развивающийся в результате взаимодействия Северной и Южной атлантических центральных водных масс, не оказывал влияния на структуру вод исследованной акватории, поскольку размещался севернее своего среднемноголетнего положения: его северная граница находилась около 18° с.ш., а южная – около 14° с.ш. Циркуляция вод характеризовалась наличием чередующихся циклонических и антициклонических круговоротов и меандров [Шнар и др., 2013].

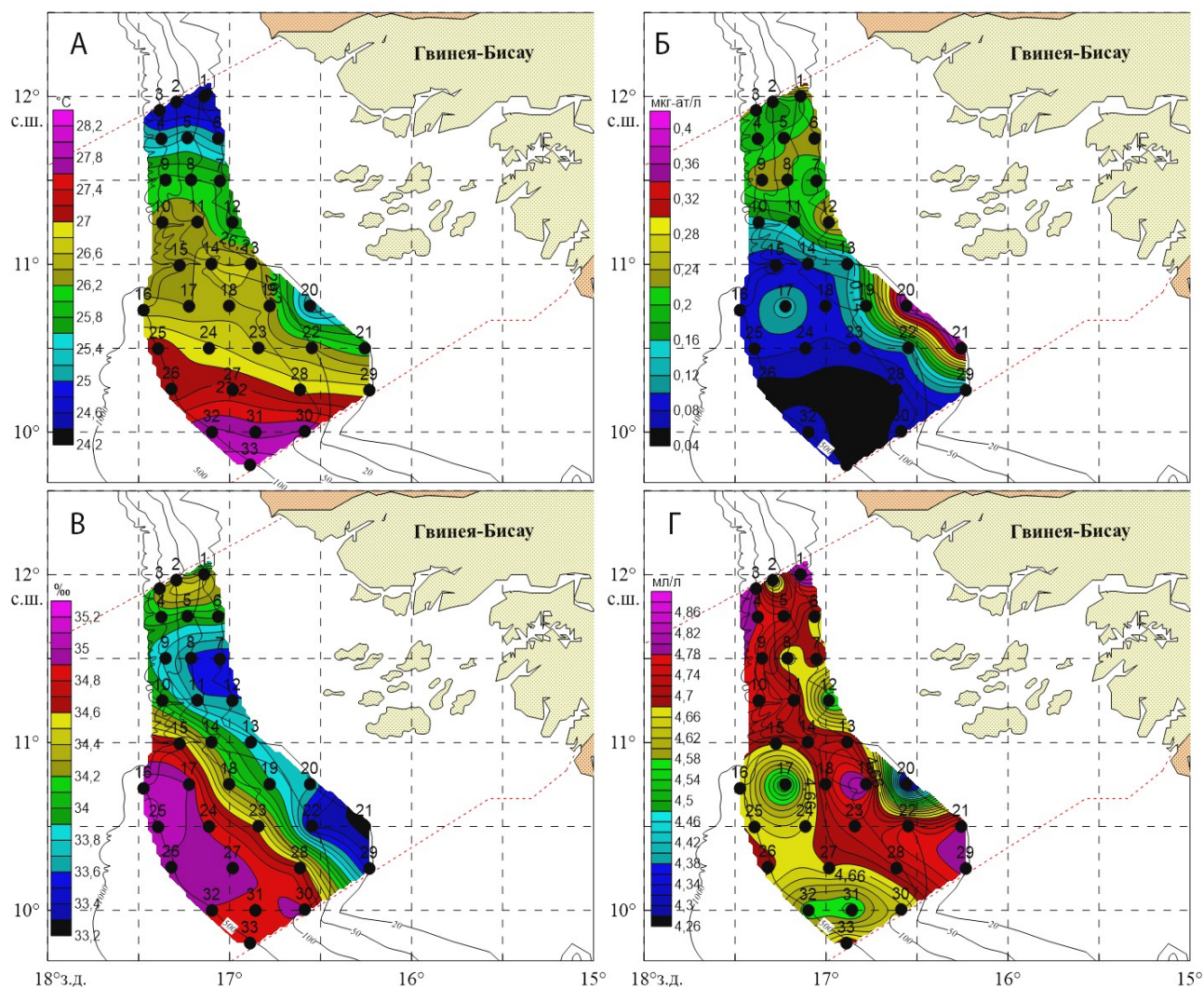


Рис. 2. Пространственное распределение температуры (А), солености (В), минерального фосфора (Б), и кислорода (Г) на горизонте 0 м в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Fig. 2. Spatial distribution of temperature (А), salinity (В), mineral phosphorus (Б), and oxygen (Г) at 0 m horizon in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Температура поверхностных вод была повсеместно высокой и изменялась от 24,4 °С на севере до 28,2 °С на юге. Их соленость изменялась незначительно от 33,4 до 35,1 ‰. Наиболее низкая соленость (33,3–33,6 ‰) наблюдалась в мелководной восточной части ИЭЗ Гвинеи-Бисау, в местах выноса вод рек Жеба, Кашеу, Гранди ди Буба, Томбали, Касине и др. Кластерный анализ термохалинных и гидрохимических данных позволил выделить в поверхностном слое шесть участков (рис. 3).

Кластер А. На севере исследованной акватории около 12° с.ш. над глубинами 20–500 м находились воды северного происхождения с самой низкой температурой и относительно высоким содержанием фосфатов (рис. 3, табл. 1).

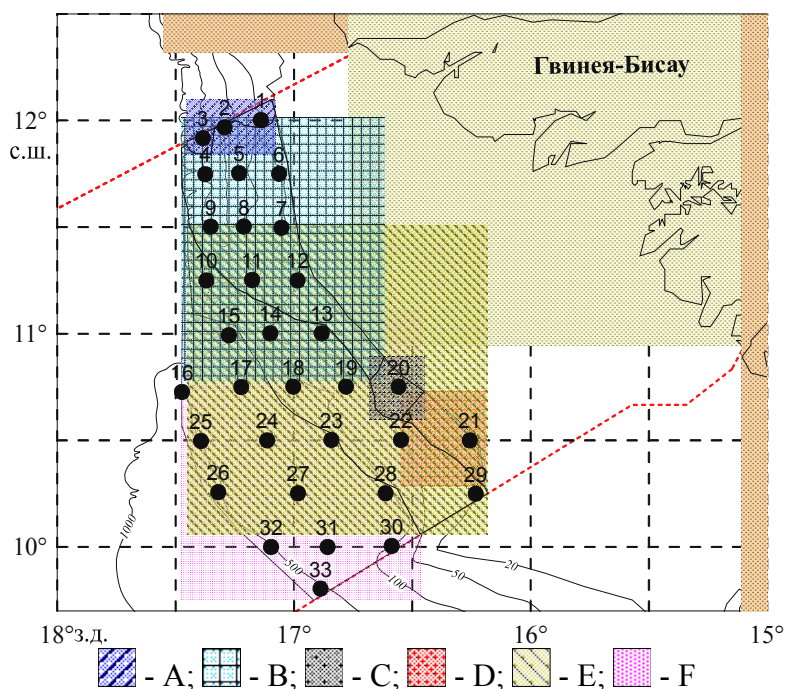


Рис. 3. Пространственное распределение гидрологических участков в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Fig. 3. Spatial distribution of hydrological areas in the waters of Guinea-Bissau in January 2013

Кластер В. Южнее, вдоль побережья были распространены воды с низкой соленостью и относительно высоким содержанием фосфатов. Они формировались в результате взаимодействия богатых биогенными элементами вод стока крупных рек Кашеу, Мансоа и Жеба. Под действием антициклонического вихря за счет выноса из прибрежной зоны на севере эти воды распространились далеко мористее (рис. 3, табл. 1).

Кластер С и D. На юге района исследований, в прибрежной зоне над глубинами менее 50 м также находились распресненные речным стоком воды, наиболее обогащенные биогенными элементами (рис. 3, табл. 1).

Кластер Е. Взаимодействие прибрежных вод, модифицированных материковым стоком, с водами Южной атлантической центральной водной массы привело к формированию вдольбереговой фронтальной зоны над глубинами 50–100 м с промежуточными термохалинными и гидрохимическими параметрами (рис. 3, табл. 1).

Кластер F. Мористую часть исследованной акватории с глубинами 100–1000 м занимали наиболее теплые, соленые воды с низким содержанием биогенных элементов Южной атлантической центральной водной массы (рис. 3, табл. 1).

Таблица 1

**Термохалинные и гидрохимические средние характеристики
гидрологических участков в ИЭЗ Гвинеи-Бисау
Thermohaline and hydrochemical average characteristics of hydrological
sites in the waters of Guinea-Bissau**

Кластеры Показатели	A	B	C	D	E	F
Температура, °C	24,5	25,6	24,9	26,0	26,5	27,1
Соленость, ‰	34,4	33,8	33,7	33,2	33,9	34,9
O ₂ , мл/л	4,83	4,68	4,27	4,79	4,76	4,65
PO ₄ , мкг-ат/л	0,21	0,21	0,40	0,39	0,12	0,07

Фитопланктон

В районе исследований идентифицировано 178 видов фитопланктона из 6 отделов. Среди них преобладали диатомовые (56 %) и динофитовые водоросли (33 %); остальные отделы представлены относительно небольшим числом видов (рис. 4).

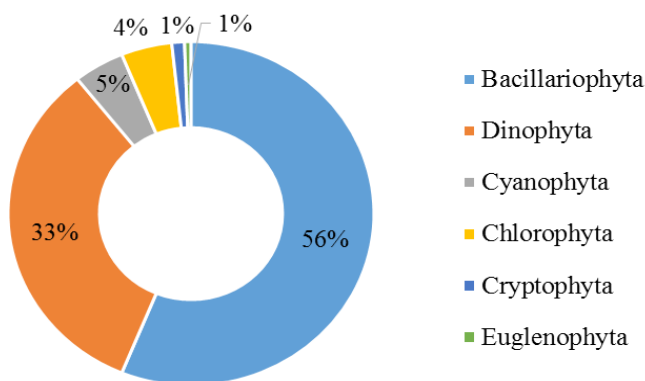


Рис. 4. Таксономическая структура фитопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.
Fig. 4. Taxonomic structure of phytoplankton in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Таблица 2

**Состав константных видов фитопланктона и частота их встречаемости
в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.
Composition of constant phytoplankton species and frequency of their occurrence
in the waters of Guinea-Bissau in January 2013**

№	Вид	Отдел	Встречаемость, %
1	<i>Gymnodinium simplex</i> (Lohmann) Kofoid & Swezy	Dinophyta	82
2	<i>Scrippsiella acuminata</i> (Ehrenberg) Kretschmann	Dinophyta	82
3	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin	Bacillariophyta	79
4	<i>Leucocryptos marina</i> (Braarud) Butcher	Cryptophyta	79
5	<i>Amphidinium sphenoides</i> Wülf	Dinophyta	76
6	<i>Lebouridinium glaucum</i> (M.Lebour) F.Gómez, H.Takayam	Dinophyta	73
7	<i>Nitzschia bicapitata</i> Cleve	Bacillariophyta	61
8	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve	Bacillariophyta	58
9	<i>Navicula mollis</i> (W.Smith) Cleve	Bacillariophyta	58
10	<i>Pseudonitzschia pungens</i> (Grunow ex Cleve) Hasle	Bacillariophyta	58
11	<i>Prorocentrum compressum</i> (J.W.Bailey) Abé ex J.D.Dodge	Dinophyta	58
12	<i>Gyrodinium spirale</i> (Bergh) Kofoid & Swezy	Dinophyta	55
13	<i>Torodinium robustum</i> Kofoid & Swezy	Dinophyta	55

Из 178 видов фитопланктона только 13 встречались более чем на половине исследованной акватории. Наиболее распространенными были виды *Gymnodinium simplex* (82 %) и *Scrippsiella acuminata* (82 %) (табл. 2). К второстепенным были отнесены 22 вида. 143 вида встречались в альгофлоре спорадически.

На распресненных участках над глубинами менее 50 м (кластеры С и D, рис. 3) встречались представители пресноводных синезеленых (*Anabaena spp.*, *Woronichinia spp.*, *Merismopedia spp.*) и зеленых (*Tetrastrum spp.*, *Monoraphidium spp.*) водорослей.

Средняя плотность численности и биомассы фитопланктона составляла 425 ± 88 тыс. кл./л и $1,08 \pm 0,38$ мг/л. Пространственное распределение было неравномерным, в зоне шельфа значения этих показателей достигали 2,3 млн кл./л и 10,69 мг/л, а в открытой части океана они уменьшались до 30 тыс. кл./л и 0,01 мг/л (рис. 6).

Основу численности формировали представители синезеленых (55 %) и диатомовых (29 %) водорослей. Повышенные значения численности свыше 2 млн кл./л из-за массового развития синезеленых водорослей рода *Trichodesmium* отмечены на севере района (кластер А, рис. 3)

Основу биомассы создавали диатомовые водоросли (86 %) с доминантом *Trieres chinensis* (19 %). Субдоминанты представлены четырьмя видами отдела Bacillariophyta: *Rhizosolenia imbricata* (10 %), *Stephanopyxis turris* (9 %), *Meuniera membranacea* (8 %) и *Lauderia annulata* (7 %) (рис. 5). Максимальные значения биомассы фитопланктона на шельфе наблюдались в распресненных (до 33,4 ‰) и насыщенных биогенными элементами (концентрация фосфатов до 0,3 мкг-ат/л) прибрежных водах (кластеры В и С, рис. 3).

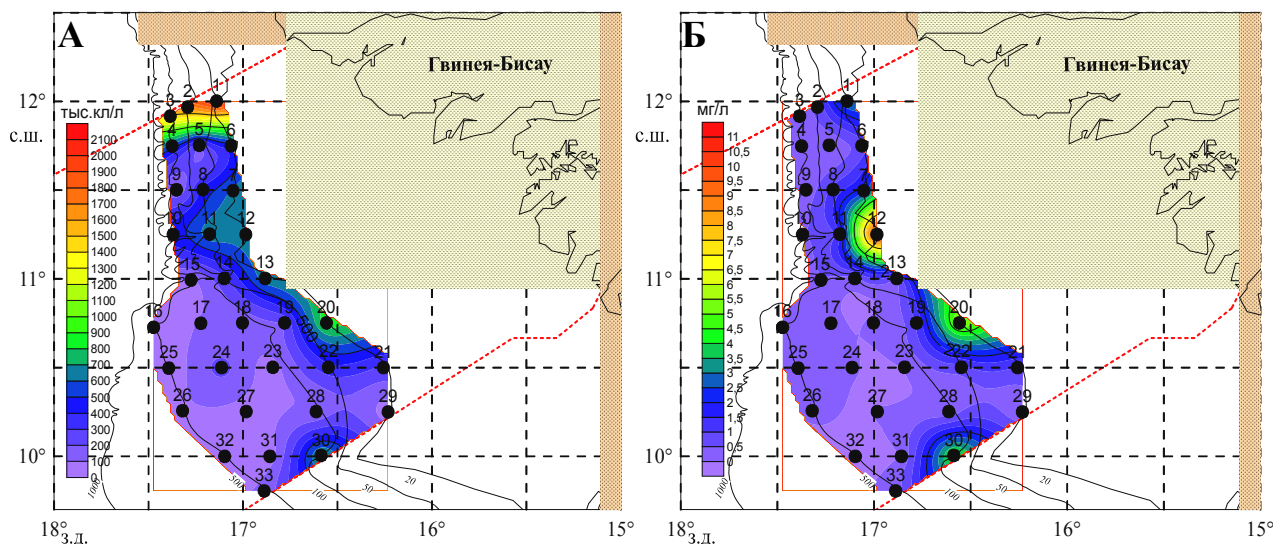


Рис. 5. Пространственное распределение численности (А) и биомассы (Б) фитопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Fig. 5. Spatial distribution of abundance (A) and biomass (B) of phytoplankton in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Результаты многомерного статистического анализа данных биомассы фитопланктона ИЭЗ Гвинеи-Бисау позволили выделить три сообщества фитопланктона (рис. 6, табл. 3).

Первое сообщество было распространено вдоль берега над глубинами 20–100 м (рис. 6) в распресненных водах (кластеры С, D и отчасти В, рис. 3) в центральной и южной частях района. Для него характерны наибольшие численность и биомасса (табл. 3). Основа биомассы сформирована диатомовыми водорослями, которые были доминантами (*T. chinensis*, *S. turris*, *M. membranacea*, *R. imbricate*) и субдоминантами (*L. annulata*) (рис. 7). Индекс их видового разнообразия был достаточно высок и составил 3,0 бит/экз., а индекс выравненности – 0,5.

Второе сообщество было распространено мористее, вдоль всего побережья, как правило, над глубинами 100–500 м, и только на севере исследованной акватории проникало на мелководье. Оно находилось в водах прибрежного фронта, развивающегося при

взаимодействии ЮАЦВ с водами материкового стока (рис. 6) и благодаря этому развивалось преимущественно на гидрологическом участке Е (рис. 3). Численность и особенно биомасса этого сообщества были ниже – 574 ± 151 тыс. кл/л и $0,59 \pm 0,18$ мг/л. Основу биомассы формировали также диатомовые водоросли (62 %), однако доля динофлагеллят, приносимых с океаническими водами, возросла до 22 % (табл. 3). Относительно высокая биомасса синезеленых водорослей в сообществе II обусловлена их локальным массовым развитием на севере района. В видовой структуре доминантами были диатомовые *Proboscia alata* и синезеленые *Trichodesmium erythraeum* водоросли, а субдоминантами – диатомовые *Guinardia striata* (рис 7). Индексы Шеннона и выравненности были несколько выше таковых первого сообщества (табл. 3).

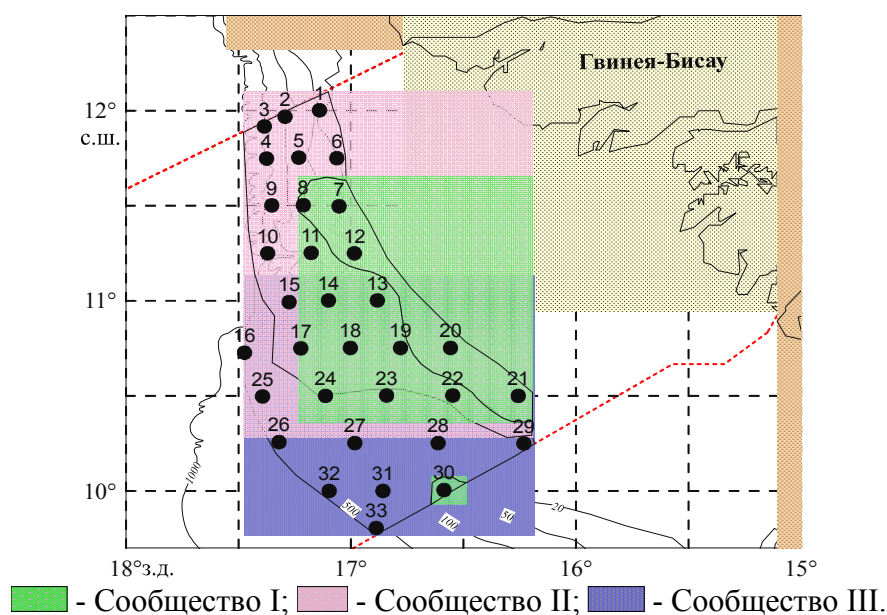


Рис. 6. Пространственное распределение сообществ фитопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Fig. 6. Spatial distribution of phytoplankton communities in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Таблица 3

Основные характеристики выделенных сообществ фитопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Main characteristics of phytoplankton communities in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Характеристики	Сообщество I	Сообщество II	Сообщество III
Количество таксонов	126	127	73
Биомасса, мг/л	$4,19 \pm 1,50$	$0,59 \pm 0,18$	$0,07 \pm 0,02$
Численность, тыс. кл/л	603 ± 88	574 ± 151	65 ± 11
Индекс Шеннона, бит/экз.	2,96	3,04	3,04
Индекс выравненности Пielу	0,54	0,64	0,76
Относительная биомасса:			
-Bacillariophyta, %	97,0	61,5	52,0
-Chlorophyta, %	0,2	0,1	0,4
-Cryptophyta, %	0,1	0,1	1,1
-Cyanophyta, %	0,2	18,0	2,7
-Dinophyta, %	2,7	22,1	46,2

-Euglenophyta, % | 0,1 | 1,1 | 1,4

Третье сообщество фитопланктона располагалось мористее сообщества II: над глубинами более 100 м, в теплых и соленых океанических водах ЮЦАВ (гидрологический участок F) (рис. 6). Оно, по сравнению с двумя другими, характеризовалось самыми низкими численностью и биомассой (табл. 3), низким уровнем доминирования диатомовых, но более высокой долей динофитовых. В видовой структуре доминантой была диатомовая водоросль *Paralia sulcata*, а субдоминантами – как диатомовые *Nitzschia longissima*, так и динофитовые *Ceratium setaceum*, *Prorocentrum compressum*, *Scrippsiella acuminata* (рис. 7). Индекс Шеннона был достаточно высок и составлял 3,04 бит/экз., индекс выравненности – 0,8.

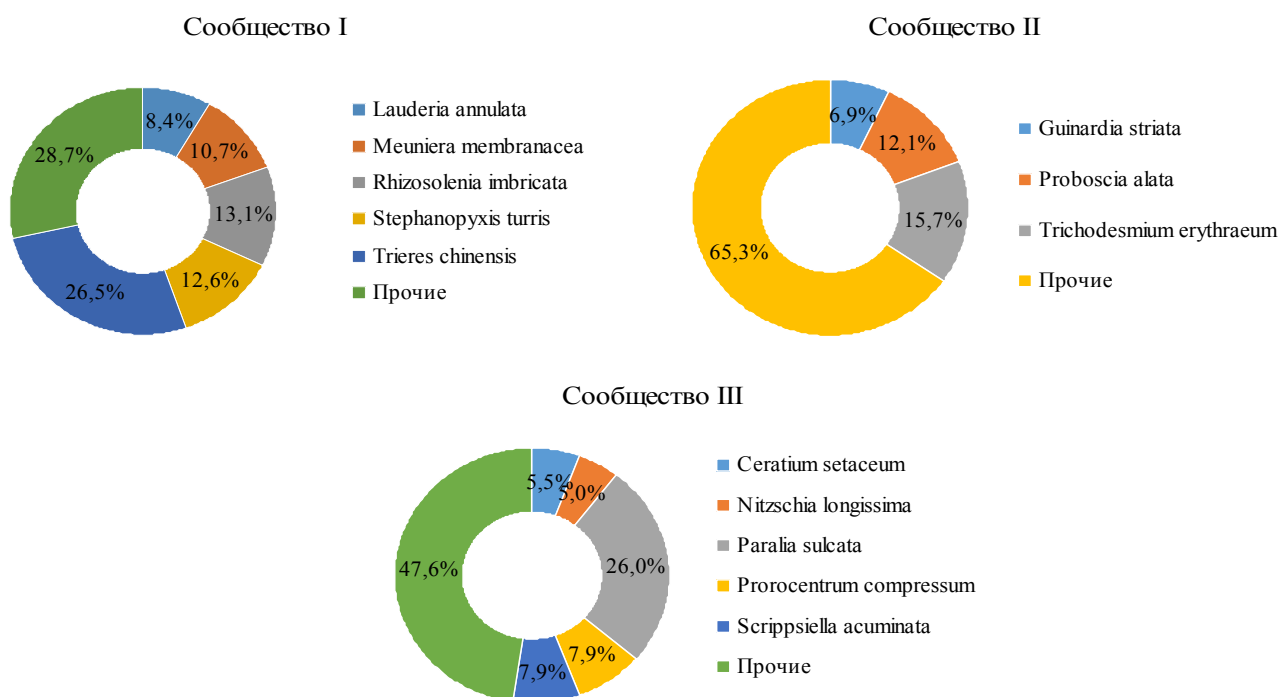


Рис. 7. Видовая структура сообществ фитопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.
Fig. 7. Species structure of phytoplankton communities in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Зоопланктон

В пелагиали зоны Гвинеи-Бисау в слое 0–100 м (0-дно) идентифицированы 160 видов/таксонов меро- и голопланктонных организмов, относящихся к следующим группам: Copepoda, Ostracoda, Mollusca, Polychaeta, Chaetognatha, Decapoda, Tunicata, Cladocera, Euphausiacea, Amphipoda, Cirripedia, Pisces и Ova Pisces, Ctenophora, Cnidaria, Cephalochordata, Lophogastrida, Stomatopoda, Cumacea. Среди ветвистоусых выявлено три вида: *Penilia avirostris*, *Evadne spinifera* и *Pseudevadne tergestina*. Среди веслоногих идентифицировано 122 вида и представители 16 родов, которых не удалось определить до вида. Из 160 таксонов только 36 – константные, распространявшиеся более чем на половине исследованной акватории. Они и образуют ее фаунистический фон. Среди них повсеместно (частота встречаемости 100%) были обнаружены щетинкочелюстные, а также веслоногие *Oithona plumifera* и *Paracalanus indicus* (табл. 4).

Среди ветвистоусых *P. avirostris* была обнаружена более чем на половине станций, а *P. tergestina* (F = 35%) и *E. spinifera* (F = 10%) встречались довольно редко.

По частоте встречаемости из 122 видов Copepoda 22 вида – константные, из них океанических – 41 %, нерито-океанических – 36 %, широкоотропических – 73 % и поверхностных – 77 %. В группу второстепенных вошли 28 видов веслоногих, основу которых составляли океанические (59 %), широкоотропические (59 %), поверхностные (68 %) виды. К случайным

были отнесены 72 вида/таксона веслоногих, но они не оказывали сколько-нибудь заметного влияния на общие численность и биомассу зоопланктона. Среди них основная масса – это океанические (85 %), широкотропические (64 %) виды. В группе случайных копепод поверхностные (56 %) и интерзональные (47 %) виды веслоногих были представлены почти в равном соотношении.

Таблица 4

**Частота встречаемости (F) константных таксонов зоопланктона
в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.
Frequency (F) of constant zooplankton taxa in the waters of
EEZ of Guinea-Bissau in January 2013**

№	Таксон	F, %	№	Таксон	F, %
1	Chaetognatha	100	19	<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	70
2	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	100	20	<i>Corycaeus giesbrechti</i> F. Dahl, 1894	65
3	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	100	21	<i>Eucalanus monachus</i> Giesbrecht, 1888	65
4	Larvae Pisces	95	22	<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	65
5	Appendicularia	85	23	Siphonophorae	65
6	<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833)	85	24	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889	60
7	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	85	25	<i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926	60
8	Ostracoda	85	26	<i>Centropages velificatus</i> (Oliveira, 1947)	60
9	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	85	27	<i>Clausocalanus jobei</i> Frost and Fleminger, 1968	60
10	Hyperiididae	80	28	Larvae Polychaeta	60
11	Luciferidae	80	29	<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)	60
12	Nauplia Eucalanus	80	30	<i>Sapphirina</i> sp.	60
13	Ova Pisces	80	31	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	60
14	<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)	80	32	Bivalvia	55
15	Decapoda Zoea	75	33	<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888	55
16	<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	70	34	Gastropoda	55
17	Decapoda Larvae	70	35	<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	55
18	<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	70	36	Polychaeta	50

Средние показатели плотности численности и биомассы мезозоопланктона на исследованной акватории составили 9315 ± 2195 экз./м³ и 582 ± 137 мг/м³.

Зона интенсивного развития мезозоопланктона (более 20 тыс. экз./м³ и 1 г/м³) располагалась в водах шельфа, модифицированных материковым стоком (рис 8). По направлению к открытому океану, где наблюдался приток более теплых и соленых и менее богатых биогенными элементами вод ЮАЦВ, обилие мезозоопланктона снижалось до 5000 экз./м³ и 200 мг/м³ (рис. 8).

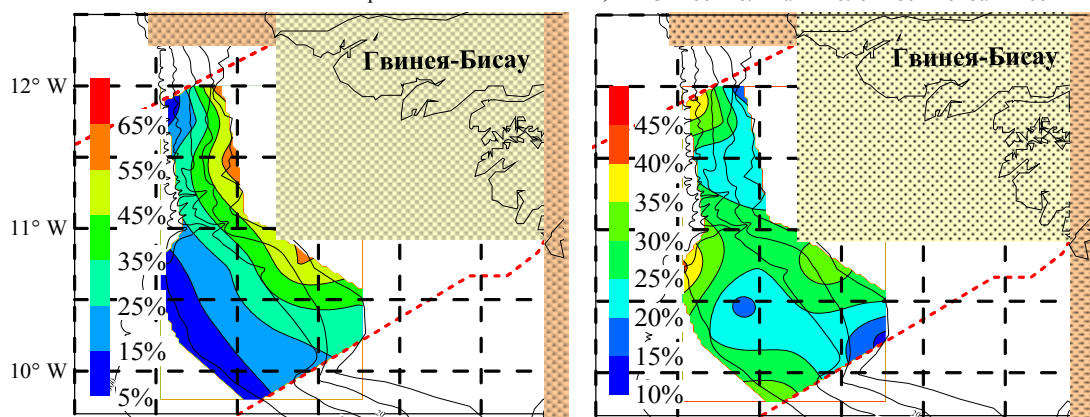
Основу численности формировали остракоды и мелкоразмерные веслоногие ракообразные: неритический *Paracalanus indicus* и нерито-океаническая *Oncaea media*. Основу биомассы создавали щетинкочелюстные, остракоды и сальпы (рис. 9).

Трофическая структура мезозоопланктона характеризовалась доминированием тонких фильтраторов (33 %) и мелких хватателей (28 %). Однако в прибрежной зоне, где наблюдалось интенсивное развитие планктона, доминировали грубые фильтраторы и организмы с комбинированным типом питания (рис. 8).

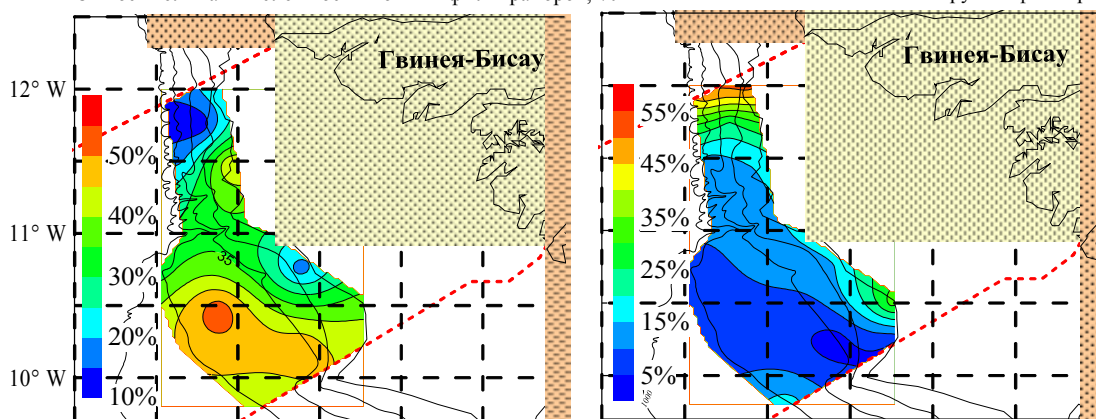
Результаты многомерного статистического анализа данных численности зоопланктона ИЭЗ Гвинеи-Бисау позволили выделить два сообщества мезозоопланктона.

Каждое сообщество характеризовалось относительно невысокими показателями внутреннего сходства (40 и 43 % соответственно), что свидетельствует о неоднородности их структуры.

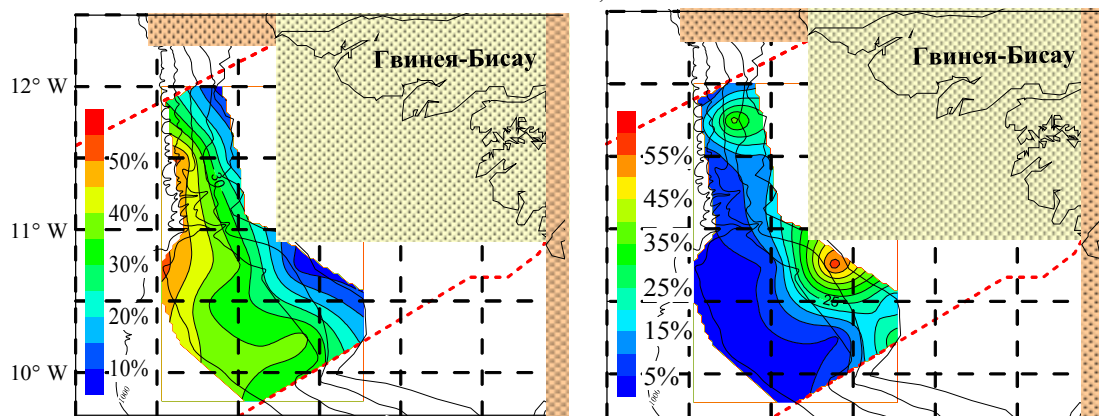
Относительная численность неритических веслоногих, % Относительная численность океанических веслоногих



Относительная численность тонких фильтраторов, % Относительная численность грубых фильтраторов, %



Относительная численность мелких хватателей, % Относительная численность оппортунистов, %



Распределение численности зоопланктона, экз/м³ Распределение биомассы зоопланктона, мг/м³

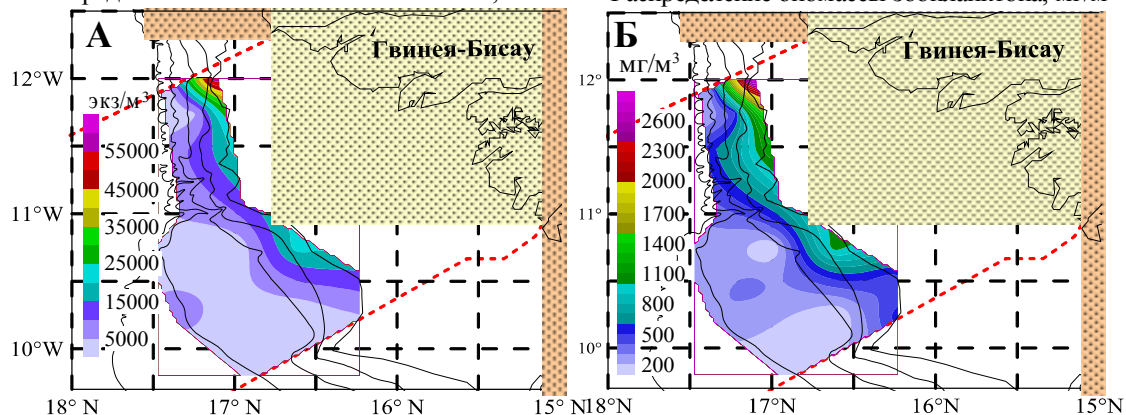


Рис. 8. Пространственное распределение относительной численности биотопических, трофических групп веслоногих, а также численности (А), биомассы (Б) мезозoopланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013

Fig. 8. Spatial distribution of the relative abundance of habitat, trophic groups of copepods and abundance (A), biomass (Б) of mesozooplankton in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

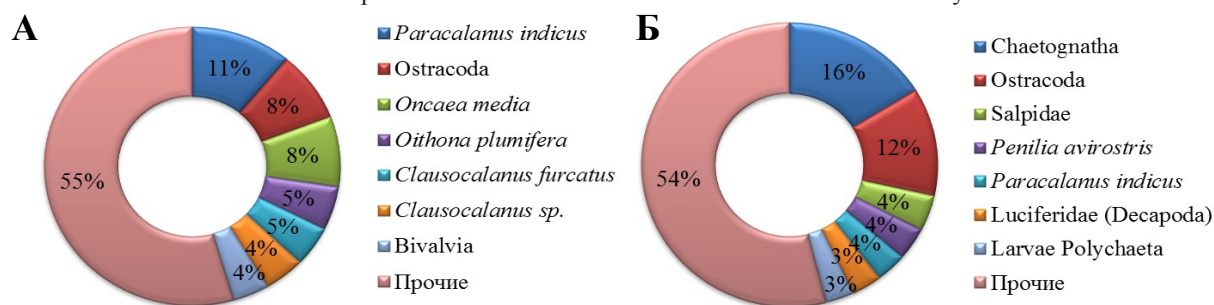


Рис. 9. Относительная численность (А) и биомасса (Б) таксонов мезозопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.
Fig. 9. Relative abundance (A) and biomass (Б) of mesozooplankton taxa in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Первое сообщество распространено вдоль берега в зоне шельфа над глубинами до 100 м. Биотопически оно связано с низкой соленостью и относительно высоким содержанием биогенных элементов (гидрологические участки В, С, D) (рис. 10).

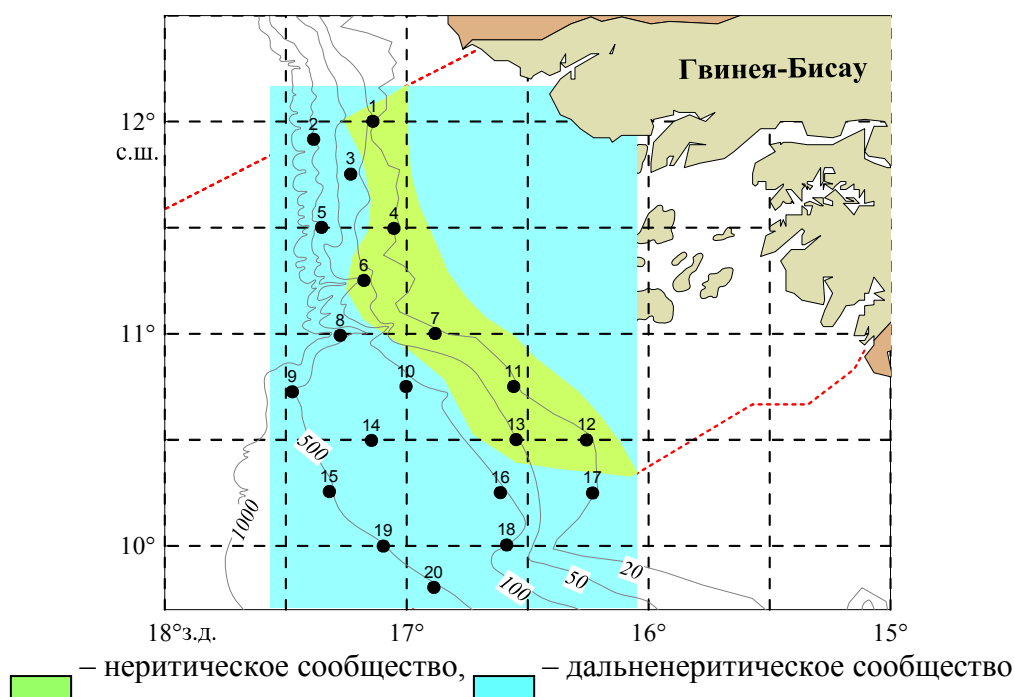


Рис. 10. Пространственное распределение сообществ мезозопланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.

Fig. 10. Spatial distribution of mesozooplankton communities in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Количественные характеристики выделенного сообщества относительно высоки: плотность биомассы составила 1087 ± 313 мг/м³ и численности 19373 ± 6958 экз./м³. Относительная численность неритических видов изменялась от 29 до 64 % (в среднем 53 %), доля океанических видов составляла 24 % и варьировала в пределах 13–55 % (табл. 5). В видовой структуре доминантами были неритический *P. indicus*, океанический *Subeucalanus pileatus*, остракоды и науплии *Eucalanus*, а субдоминантами – неритический *Corycaeus giesbrechti* и нерито-океанический *Centropages velificatus*.

В трофической структуре сообщества доминировали тонкие и грубые фильтраторы. Индекс видового разнообразия достаточно высок и составил 3,5 бит/экз., индекс выравненности – 0,7 (табл. 5).

Второе сообщество пространственно распределялось мористее, преимущественно над глубинами более 100 м; только на юге оно проникало далеко на шельф. Биотопически оно было приурочено к водам ЮАЦВ, а также к смешанным водам прибрежной фронтальной зоны (гидрологические участки Е и F) (рис. 11).

Таблица 5

Характеристика сообществ мезозoopланктона в водах ИЭЗ Гвинеи-Бисау в январе 2013 г.
Characteristics of mesozooplankton communities in the waters of EEZ of Guinea-Bissau in January 2013

Характеристики	Неритическое сообщество	Дальненеритическое сообщество
Количество таксонов	83	148
Численность, экз./м ³	19373±6958	3737±1079
Биомасса, мг/м ³	1087±313	278±80
Индекс Шеннона, бит/экз.	3,5	4,3
Индекс выравненности Пielу	0,7	0,8
Относительная численность:		
-неритических видов, %	53	17
-океанических видов, %	24	27
-нерито-океанических видов, %	23	56
-тонких фильтраторов, %	33	39
-грубых фильтраторов, %	28	11
-крупных хватателей, %	4	5
-мелких хватателей, %	14	37
-непитающихся, %	0,1	0,2
-организмов со смешанным типом питания, %	21	11

Таблица 6

Результаты BEST-анализа данных по фито- и зоопланктону.

1 – геострофическая циркуляция, 2 – температура, 3 – соленость, 4 – кислород, 5 – минеральный фосфор, 6 – численность фитопланктона, 7 – биомасса фитопланктона

Results of BEST-analysis of data on phyto- and zooplankton.

1 – geostrophic circulation, 2 – temperature, 3 – salinity, 4 – oxygen, 5 – mineral phosphorus, 6 – abundance of phytoplankton, 7 – biomass of phytoplankton

№	Зоопланктон		Фитопланктон	
	коэффициент корреляции Спирмена, Rho	выбранные переменные	коэффициент корреляции Спирмена, Rho	выбранные переменные
1	0,675	1–3, 5, 6	0,392	2, 3, 5
2	0,675	1–3, 7	0,383	2–5
3	0,673	1–3, 5	0,381	2–4
4	0,672	1–3, 6, 7	0,379	2, 3
5	0,670	1–4, 6	0,366	1–3, 5
6	0,670	1–4	0,362	1–5
7	0,667	1, 3, 5, 6	0,344	1–4
8	0,665	1–3, 5, 7	0,342	2, 5
9	0,661	1, 3, 5–7	0,335	2, 4, 5
10	0,658	1, 3, 4, 6	0,333	1–3

Показатели плотности численности и биомассы этого сообщества были на порядок ниже таковых прибрежного сообщества и составляли 3737 ± 1079 экз./м³ и 278 ± 80 мг/м³ (табл. 5). Сообщество было сформировано большим количеством таксонов, среди которых преобладали нерито-океанические виды. Относительная численность океанических форм была высока.

В видовой структуре доминантами были нерито-океанические *O. media*, *Oithona plumifera*, *Clausocalanus furcatus*, *Clausocalanus* sp. и неритический *P. indicus*, а субдоминантами – океанические *Farranula gracilis* и *Euchaeta marina*. Сообщество отличалось более высокими индексами видового разнообразия (4,3 бит/экз.) и выравненности (0,8) (табл. 5). В трофической структуре доминировали тонкие фильтраторы и мелкие хвататели (табл. 5).

Распределения фито- и зоопланктона в зависимости от факторов среды

Анализ воздействия на зоопланктон различных комбинаций абиотических факторов, проведенный посредством множественной корреляции Спирмена, свидетельствует, что наиболее важную структурообразующую роль в формировании и развитии сообщества зоопланктона играют в первую очередь геострофическая циркуляция, температура, соленость и в меньшей степени концентрация биогенных элементов в воде и численность фитопланктона (табл. 6). Основной пермутационный тест подтверждает результаты этого анализа и отвергает с вероятностью ошибки 1% нулевую гипотезу о существовании каких-либо других статистически значимых комбинаций факторов (рис. 11).

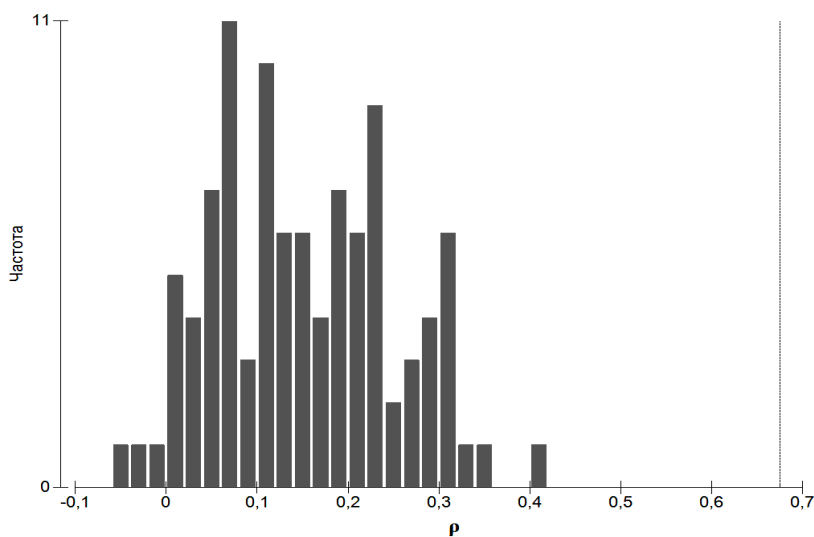


Рис. 11. Результаты основного пермутационного теста BEST-анализа данных по зоопланктону при значимости максимального коэффициента Спирмена $\rho=0,675$, количестве перестановок $n=99$ и уровне статистической значимости 1%

Fig. 11. Results of permutation test of BEST-analysis of zooplankton data with the significance of the maximum Spearman coefficient $\rho = 0.675$, the number of permutations $n = 99$ and the level of statistical significance of 1%

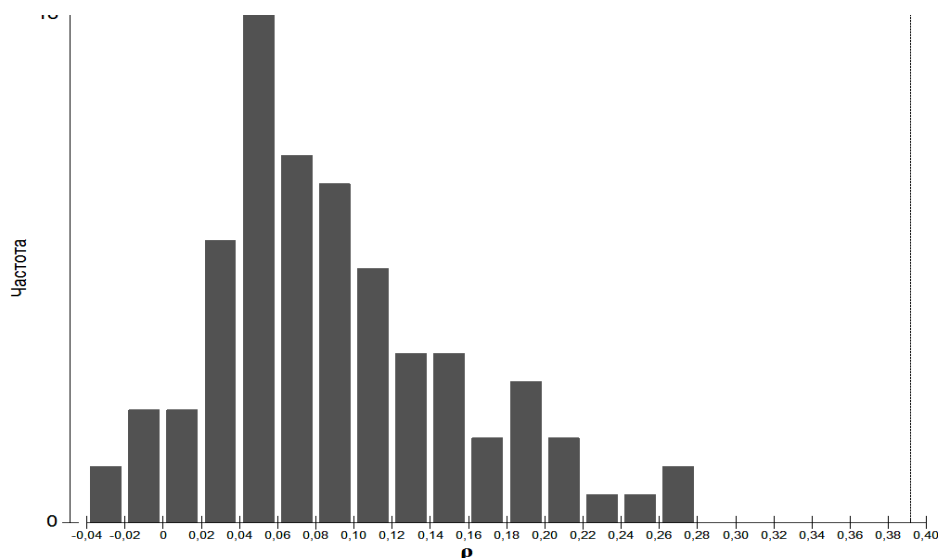


Рис. 12. Результаты основного пермутационного теста BEST-анализа данных по фитопланктону при значимости максимального коэффициента Спирмена $\rho=0,392$

Fig. 12. Results of permutation test of BEST-analysis of phytoplankton data with significance of the maximum Spearman coefficient $\rho = 0.392$

Проведенный BEST-анализ для фитопланктона не позволил получить статистически значимых результатов, и поэтому полученные данные не были учтены в дальнейшем. Тем не менее к факторам, определяющим структуру и интенсивность развитие фитопланктона, можно отнести температуру, соленость и содержание биогенных элементов в воде (коэффициенты корреляции менее 0,4) (табл. 6, рис. 12).

Обсуждение

Таксономический состав фитопланктона весьма богат и схож в качественном отношении с другими районами Тропической Атлантики [Аверина, 1968; Dandonneau, 1972; Вентцель, 1982; Binet, 1983; Безбородов и др., 1988; Семенова, 2002].

В составе альгофлоры в водах Гвинеи-Бисау преобладали диатомовые и динофитовые водоросли, что характерно для тропических океанических вод [Безбородов и др., 1988; Productivity Patterns..., 2010]. Полученные результаты хорошо согласуются с данными, полученными для прибрежных апвеллинговых районов ЦВА, расположенных немного севернее [Семенова, 1978].

Видовой состав мезозoopланктона в водах Гвинеи-Бисау также очень разнообразен, а полученный фаунистический список соответствует списку видов, указанному для ЦВА [Павлов, 1968; Vives, 1982; Безбородов и др., 1988; Carola, 1994, Жигалова, 2002; Productivity Patterns..., 2010].

Пространственное распределение фито- и зоопланктона было неравномерным, а показатели его развития заметно различались в океанических и прибрежных районах. Выявленная закономерность понижения концентраций планктона с удалением от берега также типична для перехода из прибрежных к океаническим экосистемам [Безбородов и др., 1988]. Мозаичный характер распределения фито- и зоопланктона выражался широким диапазоном колебаний численности, биомассы и образованием пятен локальных скоплений планктона. Очаги максимальных скоплений фито- и зоопланктона на исследуемой акватории совпадают и сосредоточены в мелководной части вдольберегового шельфа и особенно на севере района. Такое мозаичное распределение планктона на исследованной акватории объясняется сложной структурой вод [Безбородов и др., 1988; Productivity Patterns..., 2010; Отчет о 59 рейсе..., 2013]. В отличие от достаточно полно изученных районов Марокко и Мавритании, расположенных севернее, где причиной формирования зон интенсивного развития планктона является прибрежный апвеллинг, обеспечивающий приток биогенных элементов в эвфотическую зону с «глубинными» водами [Павлов, 1968; Жигалова, 2002], у побережья Гвинеи-Бисау благоприятные условия для развития как фито-, так и зоопланктона формируются в теплых шельфовых водах, благодаря притоку биогенных элементов за счет материкового стока.

В водах Гвинеи-Бисау численность и биомасса фитопланктона были почти в три раза выше таковых значений для зоны Марокко, где численность и биомасса в зимний период составляли $113,8 \pm 1,34$ тыс. кл./л и 0,41 мг/л [Виноградов, 1968; Роухияйнен, 1979; Семенова, 2002]. По величине средней биомассы фитопланктона можно оценить трофность вод. Согласно классификации трофности [Оксиюк, 1993], воды прибрежной экосистемы Гвинеи-Бисау отнесены к мезотрофному классу, где величина средней биомассы фитопланктона колеблется в интервале 0,6–2,0 мг/л. По величине средней биомассы зоопланктона водам у побережья Гвинеи-Бисау был также присвоен статус мезотрофных (величина средней биомассы зоопланктона – 0,4–1,0 г/м³) [Оксиюк, 1993].

Сопоставление величин биомассы зоопланктона Гвинеи-Бисау (582 мг/м^3) с другими высокопродуктивными районами западного побережья Африки (в частности, воды у побережья Мавритании – $590\text{--}850 \text{ мг/м}^3$; воды Марокко – $300\text{--}400 \text{ мг/м}^3$) дает основание отнести исследованный район также к одному из высокопродуктивных.

Проведенный анализ ценотической организации фитопланктона свидетельствует о дифференцировке населения фитопланктона на три сообщества. Первое сообщество – сообщество шельфовых распресненных вод, характеризующееся наибольшими величинами численности и особенно биомассы, пониженными индексами Шеннона и Пиелу. Второе – сообщество смешанных вод вдольберегового фронта, отличающееся более низкими численностью и биомассой, сокращением доли крупноклеточных диатомовых, а также более высокими индексами видового разнообразия и выравненности. В третьем сообществе фитопланктона, развивающемся в менее модифицированных водах ЮАЦВ, отмечается снижение численности и биомассы более чем в четыре раза по сравнению с первым сообществом, увеличение доли динофлагеллят, которые характерны для открытых океанических районов. Согласно теории архитектурных комплексов К.В. Беклемишева [1969], сообщества фитопланктона можно охарактеризовать следующим образом: сообщество I – *неритическое* (биотоп – шельфовые распресненные воды), сообщество II – *вторичное* экотонного типа (биотоп – воды вдольберегового фронта) и сообщество III – *дальнеритическое* (биотоп – воды ЮАЦВ).

Анализ ценотической структуры зоопланктона позволил выявить два зоопланктонных сообщества. Сообщество I – шельфовых вод – согласно концепции К.В. Беклемишева [1969] представляет собой типичное *неритическое* сообщество. Зоопланктонное сообщество II, обитающее в поверхностных водах ЮАЦВ, по аналогии с фитопланктоном можно охарактеризовать как *дальнеритическое* [Беклемишев, 1969]. Граница между сообществами проходит по прибрежному вдольбереговому фронту.

Фитопланктонное население состоит из трех сообществ, а зоопланктонное – из двух. Обособленное вторичное фитопланктонное сообщество фронтальной зоны разделяет неритическое и дальнеритическое сообщества. Вероятно, фитопланктон, как более чувствительный к изменениям компонент экосистемы, более чутко реагирует на изменения гидрологических условий, а для его перестройки требуется гораздо меньше времени, чем для зоопланктона. Именно это привело к появлению вторичного экотонного сообщества, которое во время наших наблюдений носило черты вполне самостоятельной биоценотической единицы.

Исходя из вышеизложенного, сообщества фито- и зоопланктона могут использоваться в качестве биологических индикаторов гидрологического режима побережья Гвинеи-Бисау и, напротив, изменчивость биотопа в значительной степени определяет структуру и состав планктонных сообществ.

При анализе влияния факторов среды на структуру планктонных сообществ было обнаружено, что именно совокупность рассматриваемых факторов (геострофическая циркуляция, температура, соленость, а также – в меньшей степени – содержание минерального фосфора в воде) оказывает комплексное воздействие на интенсивность развития и дифференцировку сообществ фито- и зоопланктона. Эти выводы подтверждаются и рядом других работ, в которых показано, что планктонные организмы в своем распространении связаны не с одним, а с суммой различных химических и физических условий [Беклемишев, 1969; Erppley, 1972; Богоров, 1974; Tilman, 1982; Yaqub, 2000].

Полученные результаты свидетельствуют о том, что особенности структуры вод, их динамика, гидрохимические и термohалинные показатели оказывают значимое воздействие на состояние планктона и отражаются на обилии, составе, ценотической организации и распределении их компонентов.

В океанических планктонных сообществах господствующая роль принадлежит среде. Гидробионты не могут ее изменять. Они способны лишь приспосабливаться к ее условиям [Протасов, 2002]. Структурирование и дифференцировка сообществ определяются

структурой и динамикой вод в районе исследований. Биотоп выступает в роли матрицы, в которой формируются планктонные сообщества [Моисеев, 1986; Бурковский, 2006;].

Список литературы

- Аверина И.А.* Фитопланктон района Дакара и Такоради в феврале–марте 1961 г. // Планктон Тихого океана. М.: Наука, 1968. С. 147–155.
- Архипов А.Г.* [и др.]. Видовой состав и особенности распределения ихтиопланктона в водах Сенегала и Гвинеи-Бисау / Архипов А.Г., Мамедов А.А., Симонова Т.А., Шнар В.Н. // *Вопр. ихтиол.*, 2015. Т. 55, №3. С. 270–280.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37–67.
- Безбородов А.А., Булгаков Н.П., Бурлакова З.П.* Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи / под общ. ред. Еремеева В.Н. Киев: Наукова Думка, 1988. 412 с.
- Беклемишев К.В.* Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 291 с.
- Богоров В.Г.* Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
- Бурковский И.В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 285 с.
- Вентцель М.В.* Фитопланктон района севернее мыса Кап-Блан // *Океанический фитопланктон и первичная продукция*. М.: Наука, 1982. С. 72–83.
- Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
- Жигалова Н.Н.* Межгодовая изменчивость зоопланктона у побережья Мавритании в летний период 1998–2000 годов. В: Труды АтлантНИРО. Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2000–2001 годах. Т.1. Атлантический океан и Юго-Восточная часть Тихого океана. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 85–94.
- Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона / сост. Е.П. Каредин; ТИНРО. Владивосток, 1982. 29 с.
- Кондратьева Т.А.* Морфоэкологические группы морских планктонных каляноид (Crustacea, Copepoda, Calanoida): фильтраторы и оппортунисты (часть) / Кондратьева, Г.И. Савельев; Ин-т экол. природ. систем АН Татарстана. Казань, 2003. 30 с. Деп. в ВИНТИ 11.03.03, N 429-B2003.
- 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, г. Азов, октябрь 2005 г. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2005. С. 67–70.
- Моисеев П.А.* Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов / под ред. П.А. Моисеева. М.: Наука, 1986. С. 3–6.
- Носков А.С., Виноградов В.И., Романченко А.Н.* Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносорщиком «БОНГО» и их обработке. Калининград: АтлантНИРО, 1983. 36 с.
- Оксиюк О.П.* [и др.]. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши / Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. Г. // *Гидробиол. журн.*, 1993. Т. 29, вып. 4. С. 62–76.
- О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: МГУ, 1979. 168 с.
- Павлов В.Я.* О распределении планктона в районе м. Кап-Блан // *Океанология*, 1968. Вып. 3, Т. VIII. С. 479–486.
- Павловская Т.В., Зесенко А.Я., Морозова А.Л.* Экспериментальное изучение питания массовых видов зоопланктона Индийского океана // *Экол. моря*, 2001. № 56. С. 80–85.

Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев, 2002. 105 с.

Роухияйнен М.И. Фитопланктон у северо-западного побережья Африки // Биология моря, Киев, 1979. Вып. 51. С. 59–65.

Семенова С.Н., Кудерский С.К. Особенности развития фитоцено у атлантического побережья королевства Марокко в холодный и теплый сезоны 1994–1999 годов // Промышленно-биологические исследования АтлантНИРО в 2000–2001 годах. Т. 1. Атлантический океан и Юго-Восточная часть Тихого океана. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 72–85.

Семенова С.Н. Фитопланктон северо-восточной части Тропической Атлантики // Труды АтлантНИРО, 1978. Вып. 76. С. 72–84.

Современные методы количественной оценки распределения морского планктона / отв. ред. М.Е. Виноградов. М: Наука, 1983. 280 с.

Шнар В.Н., Ремесло А.В., Гулюгин С.Ю. Условия среды и особенности распределения пелагических рыб в исключительной экономической зоне Республики Гвинеи-Бисау в январе 2013 года // Вопр. пром. океанологии. Вып. 10. М.: ВНИРО, 2013. С. 151–161.

Binet D. Phytoplankton et production primaire des regions cotieres a upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinee // Trop. Oceanogr., 1983. Vol. 18. P. 331–355.

Carola M. Checklist of the marine planktonic copepoda of Southern Africa and their worldwide geographic distribution // South Afr. J. Mar. Sci., 1994. Vol. 14. P. 225–253.

Clarke K.R., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation (2nd edition). Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001. P. 175.

Dandonneau Y. Study on phytoplankton on continental-shelf of Ivory coast. 2. Representation of water surface for description and reinterpretation of dynamic phenomena // Cahiers orstom oceanographie, 1972. Vol. 10, №. 3. С. 267–274.

Eppeley R.W. Temperature and phytoplankton growth in the sea // Fishery Bulletin, 1972. Vol. 70, № 4. P. 1063–1085.

Ibe C., Sherman K. The GOGLME Project: Turning challenges into achievements, 2002. P. 27–39.

Mouchline J. The Biology of Calanoid Copepods // Advances in Marine Biology, 1998. Vol. 33. 149 p.

Productivity Patterns in the Guinea Current Large Marine Ecosystem with regard to its Carrying Capacity for Living Resources, 2010. 323 p.

Tilman D., Kilham S.S., Kilham P. Phytoplankton Community Ecology: The Role of Limiting Nutrients // Annual Review of Ecology and Systematics, 1982. Vol. 13. P. 349–372.

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.

Yaqub S. Poverty dynamics in developing countries. Development Bibliography, 2000. 16. 44 p.