

МЕЗОЗООПЛАНКТОН ПРИБРЕЖНЫХ ВОД СЕНЕГАЛА В ДЕКАБРЕ 2012 ГОДА

В.В. Лидванов, О.Г. Грабко, Т.Г. Королькова, В.Н. Шнар

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

Лидванов В.В., Грабко О.Г., Королькова Т.Г., Шнар В.Н. Мезозоопланктон прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 года // Труды АтлантНИРО. 2018. Том 2, № 1(5). Калининград: АтлантНИРО. С. 70–88.

У побережья Сенегала (12–16°с.ш.) над глубинами 20–1000 м в слое 0–100 м (0-дно) собрано 30 проб мезозоопланктона на съемке, выполненной на СТМ «Атлантида» в декабре 2012 г. Гидрологические условия соответствовали переходному периоду между теплым и холодным гидрологическими сезонами, когда существенное влияние на термохалинную структуру вод оказывал Сенегало-Мавританский фронт (СМФ). Акватория исследований была населена типичными для экосистемы Канарского апвеллинга меро- и голопланктонными организмами, относящимися к 23 крупным таксонам. Идентифицировано 3 вида ветвистоусых раков *Cladocera* и 92 вида веслоногих раков *Soropoda*. Фауна последних была представлена преимущественно океаническими поверхностными широкотропическими видами, но наиболее часто встречались неритические и нерито-океанические широкотропические виды. Значения численности и биомассы ($15,5 \pm 2,6$ тыс. экз./м³ и 950 ± 210 мг/м³) соответствовали основному сезонному максимуму обилия мезозоопланктона, который приходился на период исследований. Основу численности формировали *Paracalanus indicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera* и науплии представителей рода *Eucalanus*. Основу биомассы создавали *Penilia avirostris*, а также *P. indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera* и их науплии, Chaetognatha и десятиногие ракообразные сем. Luciferidae. Очаги интенсивного развития мезозоопланктона (численность и биомасса превышали 20 тыс. экз./м³ и 1 г/м³) зафиксированы на севере и на юге района исследований и развивались независимо тремя путями: под влиянием СМФ, прибрежного апвеллинга и стока крупных полноводных рек. Выявлены три сообщества – неритическое, дальненеритическое и сообщество вод СМФ. Неритическое сообщество биотопически было приурочено к водам шельфа, модифицированным прибрежным апвеллингом или материковым стоком. Оно характеризовалось высокими численностью и биомассой (19 тыс. экз./м³ и 1,5 г/м³), было сформировано преимущественно неритическими видами, в трофической структуре доминировали тонкие и грубые фильтраторы и мелкие хвататели. Индекс Шеннона сравнительно низкий (3,88 бит/экз.). Дальненеритическое сообщество распространялось с северной ветвью Межпассатного противотечения. Оно отличалось низкими численностью и биомассой (7,5 тыс. экз./м³ и 400 мг/м³). В его биотопической структуре преобладали океанические и нерито-океанические виды, в трофической структуре – мелкие хвататели. Сообщество имело высокий индекс Шеннона (4,19 бит/экз.). Сообщество вод СМФ биотопически было приурочено к водам СМФ. Оно, как и неритическое сообщество, характеризовалось высоким обилием (19,5 тыс. экз./м³ и 970 мг/м³), было сформировано преимущественно как неритическими, так и нерито-океаническими видами, в трофической структуре доминировали тонкие фильтраторы. Индекс Шеннона так же был сравнительно низким (3,95 бит/экз.).

Ключевые слова: зоопланктон, структура сообществ, видовое разнообразие, экосистема Канарского апвеллинга, побережье Сенегала

Lidvanov V.V., Grabko O.G., Korolkova T.G., Shnar V.N. Meso-zooplankton of the coastal waters of Senegal in December 2012 //Trudy AtlantNIRO. 2018. Vol. 2, № 1(5). Kaliningrad: AtlantNIRO. P. 70–88.

In December 2012, 30 meso-zooplankton samples were collected during the survey carried out onboard research vessel «Atlantida» off the Senegalese coast (12–16 °N) over the depths of 20–1000 m, at a layer of 0–100 m (0-bottom). Hydrological conditions corresponded to a transitional period between warm and cold hydrological seasons, when the Senegalese-Mauritanian Front (SMF) had a significant influence on the thermohaline structure of the waters. The water area under study was populated with mero- and holoplanktonic organisms typical of the Canary upwelling ecosystem and belonging to 23 large taxa. Three species of Cladocera and 92 species of Copepoda were identified. The fauna of the latter was represented mainly by oceanic surface wide-trophic species, but neritic and neritic-oceanic wide-trophic species were the most common. The values of abundance and biomass (15.5 ± 2.6 thous. sp./m³ and 950 ± 210 mg/m³) corresponded to the main seasonal maximum of the mesozooplankton abundance, which accounted for the period of research. The basis of abundance was formed by *Paracalanus indicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera* and nauplii of representatives of *Eucalanus*. The basis of biomass was created by *Penilia avirostris*, as well as *P. indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera* and their nauplii, *Chaetognatha* and decapod crustaceans of *Luciferidae*. Spot areas of intensive development of mesozooplankton (abundance and biomass exceeded 20 thous. sp./m³ and 1 g/m³) were recorded in the north and south of the research area and developed independently in three ways: under the influence of the SMF, coastal upwelling and runoff of large water-abundant rivers. Three communities were identified: neritic, far-neritic and community of the SMF waters. The neritic community was biotopically confined to the shelf waters modified by coastal upwelling or continental runoff. It was characterized by high abundance and biomass (19 thous.sp./ m³ and 1.5 g / m³), and was formed mainly by neritic species, the trophic structure was dominated by thin and coarse filter feeders and small grippers. The Shannon index is relatively low (3.88 bits / sp.). The far-neritic community was spread with the northern branch of the Equatorial Counter Current. It was characterized by low abundance and biomass (7500 sp./m³ and 400 mg / m³). In its biotopic structure, oceanic and neritic-oceanic species predominated, small grippers - in the trophic structure. The community had a high Shannon index (4.19 bits / sp.). The community of the SMF waters was biotopically associated with the SMF waters. It, like the neritic community, was characterized by a high abundance (19.5 thous.sp./m³ and 970 mg/m³), and was mainly formed both by neritic and neritic-oceanic species, thin filtrators dominated in the trophic structure. The Shannon index was also relatively low (3.95 bits /sp.).

Key words: zooplankton, community structure, species diversity, Canary upwelling ecosystem, coast of Senegal

Введение

Прибрежные воды Сенегала – один из районов высокопродуктивной экосистемы Канарского апвеллинга и перспективный район международного рыболовства [Aristegui et al., 2009; Кухоренко и др., 2013]. Круглый год основным источником вод побережья Сенегала служит относительно теплая, более насыщенная биогенными элементами Южная атлантическая центральная водная масса (ЮАЦВ), приносимая с юга северной ветвью Межпассатного противотечения. Только в холодный гидрологический сезон существенное значение в гидрологической структуре района приобретает Северная

атлантическая центральная водная масса (САЦВ), приносимая с севера Канарским течением. Эта водная масса распространяется в поверхностном слое до глубины около 30 м, а ее взаимодействие с ЮАЦВ приводит к формированию так называемого Сенегало-Мавританского фронта (СМФ). Прибрежный апвеллинг и СМФ рассматриваются как важнейшие океанографические явления в экосистеме Канарского апвеллинга, обеспечивающие обогащение эвфотического слоя биогенными элементами и в целом обуславливающие гидрологические и экологические особенности всего района [Берников и др., 2002; Лидванов и др., 2010].

Благодаря этим явлениям экосистема Канарского апвеллинга становится высокопродуктивной, ее воды соответствуют эвтрофному и гипертрофному типам, в которых величина первичной продукции превышает $1 \text{ г С/м}^2\text{-сут}$, концентрация хлорофилла – 1 г/м^2 [Александров, 2007], численность и биомасса фитопланктона – 100 млн кл./м³ и 1 г/м^3 [Семенова, Кудерский, 2002; Грабко и др., 2017]. Численность и биомасса мезозoopланктона достигают 36 тыс. экз./м³ и 800 мг/м^3 [Жигалова, 2002; Грабко и др., 2017], а короткая пищевая цепь определяет высокий уровень продукции на верхних трофических уровнях и большую биомассу пелагических видов рыб [Малинин и др., 2002].

По современным оценкам, ежегодный вылов в прибрежных водах Сенегала составляет около 500 тыс. т [Кухоренко и др., 2013] при значительной доле пелагических видов (сардинелла, ставрида и т.д.). В 2010 г. Министерство рыбного хозяйства Сенегала разрешило иностранным судам промысел пелагических ресурсов на расстоянии от 20 до 35 миль от берега. В марте–апреле 2010 г., после многолетнего перерыва, отечественный флот возобновил здесь промысел.

В феврале 2011 г. между Российской Федерации и Республикой Сенегал заключено Межправительственное соглашение о сотрудничестве в области рыболовства. В соответствии с этим Соглашением, а также в соответствии с Протоколом Первой сессии Российско-Сенегальской смешанной комиссии по рыболовству от 30 марта 2011 г. в ФГБНУ «АтлантНИРО» была выполнена комплексная съемка в исключительной экономической зоне Сенегала в 59 рейсе СТМ-1704 «Атлантида» с 16 по 27 декабря 2012 г. Ее главная цель – оценка численности и биомассы эксплуатируемых пелагических видов рыб, а также исследование пелагической экосистемы побережья Сенегала, в том числе и зоопланктона как важнейшего ее компонента.

Первые целенаправленные исследования зоопланктона побережья Сенегала были начаты в 1957–1959 гг. в период Международного геофизического года и Года международного сотрудничества [Канаева, 1962, 1965; Хромов, 1962 а, 1962 б]. В них принимали активное участие советские океанологи и гидробиологи. Позже был проведен целый ряд исследований, среди которых наиболее масштабные выполнены в начале 1980-х годов. В них ведущую роль принимали морские биологи из Франции (Андумская морская станция, Марсель) и Сенегала (Центр океанографических исследований, Дакар-Тиарой) [Gaudy, Séguin, 1964; Séret, 1983; Médina-Gaertner, 1988; Diouf, 1991]. Выполненные работы позволили сформировать представление о составе, численности и биомассе зоопланктона в разные гидрологические сезоны.

Цель представленной работы – на основе материалов съемки, выполненной в декабре 2012 г., проанализировать состояние мезозoopланктона побережья Сенегала, в том числе состав и структуру фауны, особенности его горизонтального распределения, ценотическую организацию и структуру сообществ во взаимосвязи с гидрологическими условиями.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили 30 проб мезозoopланктона, собранных в ходе комплексной тралово-акустической и гидробиологической съемки, выполненной в 59

рейсе СТМ «Атлантида» с 16 по 27 декабря 2012 г. в водах исключительной экономической зоны Сенегала. Гидробиологические станции на полигоне съемки располагались над глубинами 20–1000 м на параллельных, ориентированных по широте разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль (рис. 1). На каждом разрезе выполнено 1–3 станции таким образом, чтобы обеспечить максимальный охват акватории съемки.

На каждой станции проводились гидрологические работы, включающие определение температуры и солености морской воды с помощью бортового комплекса фирмы Sea Bird Electronics (SBE) по профилю зондирования от поверхности до дна или до 1000 м. Кроме того, на стандартных горизонтах отобраны пробы воды для определения содержания минерального фосфора методом Морфи-Райли [Руководство..., 2003].

Пробы мезозoopланктона собраны в дневное время суток в поверхностном слое 0–100 м (дно) планктоносборщиком «БОНГО-20» (площадь входного отверстия 0,03 м², фильтрующее сито из капронового газа № 38) путем ступенчато-косого траления на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 2–3 минуты на каждом горизонте на ходу судна со скоростью 2–3 узла в соответствии с методическим руководством [Носков и др., 1983].

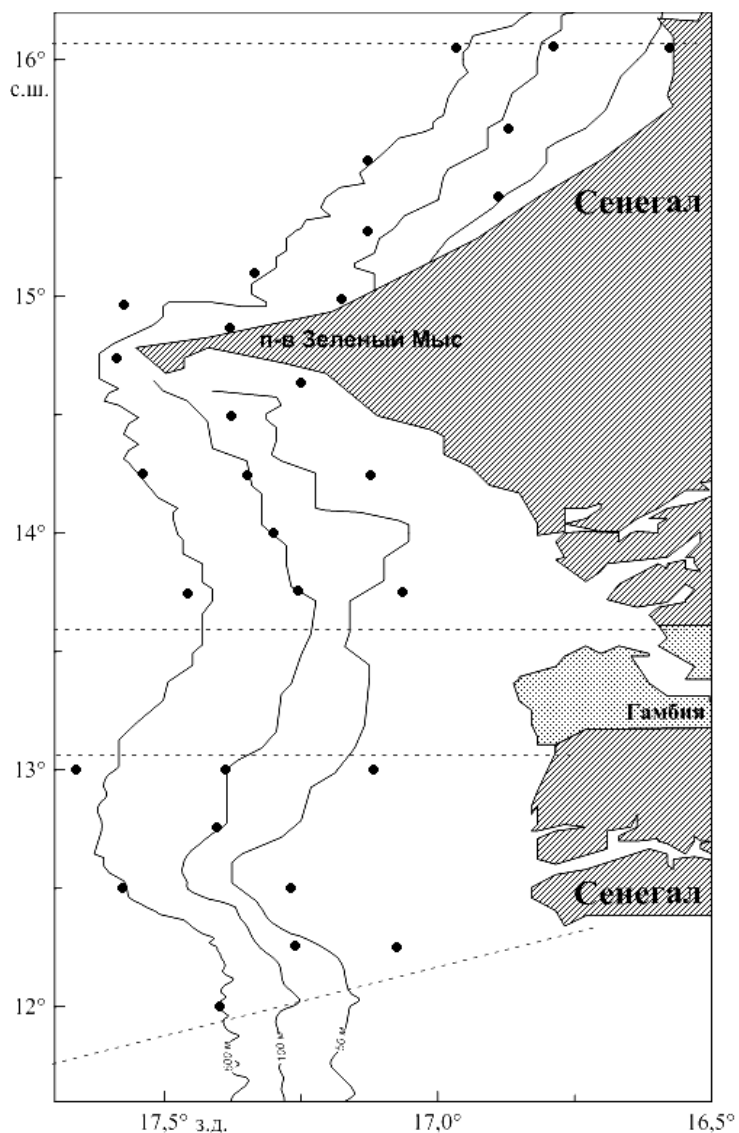


Рис. 1. Схема расположения гидробиологических станций вдоль побережья Сенегала
 Fig.1. Scheme of hydrobiological stations location along the coast of Senegal.

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике [Каредин, 1982].
 Синонимию верифицировали по ITIS (www.itis.gov). Расчет численности и сырой

биомассы отдельных таксонов (экз./м³ и мг/м³) на каждой станции в слое сбора выполнен в *FoxPro 6.0* с использованием 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. Для оценки значимости в фауне мезозоопланктона того или иного таксона применен показатель частоты встречаемости как отношение количества станций, на которых отмечен таксон, к общему количеству станций на съемке. Поскольку сетка гидробиологических станций регулярна и равномерно покрывала акваторию съемки, этот показатель использован и для оценки акватории распределения таксона. При характеристике частоты встречаемости принята следующая шкала: константные таксоны – частота встречаемости более 50%, второстепенные – 25–50%, случайные – менее 25% [Баканов, 2005].

Статистическая обработка материала проводилась общепринятыми методами в пакетах программ Office Excel и PRIMER® 6 [Clarke, Warwick, 2001].

Результаты

Гидрологические условия. В период наших исследований гидрологические особенности побережья Сенегала определяло взаимодействие Северной атлантической центральной водной массы (САЦВ), Южной атлантической центральной водной массы (ЮАЦВ), вод прибрежного апвеллинга и вод материкового стока.

На акватории севернее п-ва Зеленый Мыс доминировала более холодная (20,8–21,8°C) и соленая (около 35,7–35,8 ‰) САЦВ, приносимая с севера Канарским течением (рис. 2). Эта водная масса распространялась только в поверхностном слое до глубины 30–50 м. Ниже ее располагалась ЮАЦВ. На акватории южнее п-ва Зеленый Мыс весь исследованный столб воды преимущественно занимала более теплая и менее соленая (T=24,2–25,1 °C, 34,8–35,1 ‰) ЮАЦВ, приносимая с юга северной ветвью Межпассатного течения. В зоне взаимодействия вод северного и южного происхождения (САЦВ и ЮАЦВ) формировался фронтальный раздел – Сенегало-Мавританский фронт (СМФ) (рис. 2). Он хорошо выделялся по резко выраженному градиенту температуры и солености (T=22–24°C, S=34,8–35,6 ‰) в поверхностном слое 0–30, 0–50 м в районе м. Альмади – около 15° с.ш.

На исследованной акватории выявлено два очага прибрежного апвеллинга (рис. 2). Активный прибрежный подъем вод наблюдался вдоль побережья к северу от п-ва Зеленый Мыс между 15°10'–16°00' с.ш., где зафиксирована наиболее низкая температура (18,6–19,6°C), пониженная соленость (35,57–35,63 ‰) и высокое содержание биогенных элементов (концентрация фосфатов 0,6–0,9 мкг-ат/л). Второй менее выраженный очаг прибрежного подъема вод отмечался южнее п-ва Зеленый Мыс между 14°00'–14°30' с.ш. Здесь так же зафиксирована пониженная температура (21–23°C) и повышенное содержание биогенных элементов (концентрация фосфатов 0,3 мкг-ат/л).

Гидрологический режим южнее п-ва Зеленый Мыс складывался и под воздействием стока крупных полноводных рек Гамбия и Казаманс. Особенно ярко их влияние проявлялось на юге исследованной акватории (рис. 2). Здесь образовывались менее плотные, насыщенные биогенными элементами (концентрация фосфатов около 0,3 мкг-ат/л), распресненные (S=33,5–35,2 ‰) воды, которые распространялись в

поверхностном слое от побережья до периферии шельфа и формировали стоковую фронтальную зону.

Геострофическая циркуляция вод прибрежной зоны Сенегала отличалась сложной динамической структурой, обусловленной чередованием вихрей и меандров разного знака (рис. 2 г). Севернее п-ова Зеленый Мыс отчетливо выявляются два смежных круговорота – антициклонический и циклонический. Между этими круговоротами формировался поток, направленный по нормали от берега, а южнее, в зоне СМФ, – поток, направленный по нормали к берегу. Южнее п-ова Зеленый Мыс наблюдается еще более сложная динамическая картина, складывающаяся из циркуляционных ячеек разного знака.

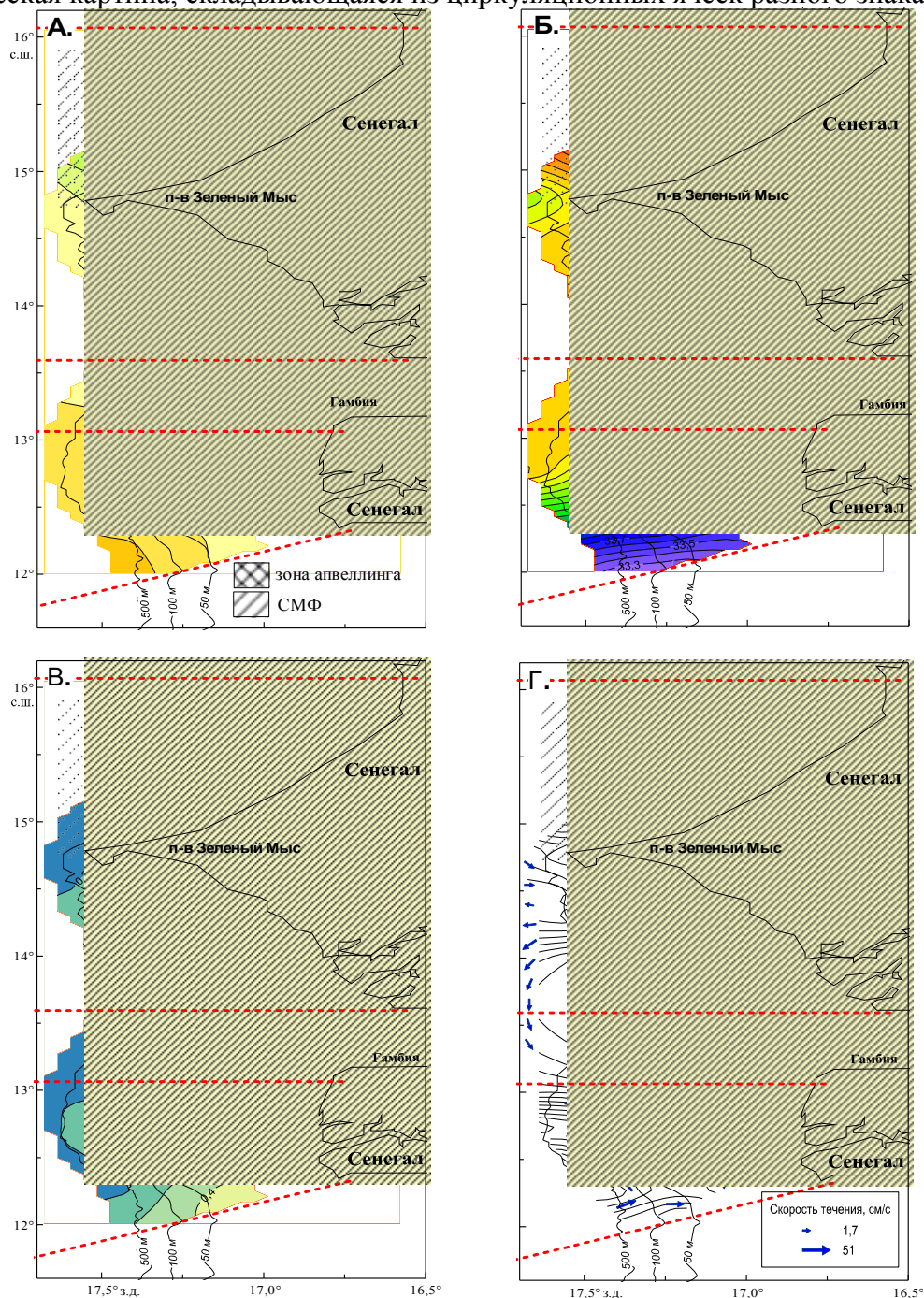


Рис. 2. Распределение температуры, °С (А), солености, ‰ (Б), фосфатов, мкг-ат/л (В) на горизонте 0 м, а также скорость и направление течения (Г) на горизонте 0 м относительно нулевой поверхности 400 м
 Fig.2. Distribution of temperature, °С (А), salinity, ‰ (Б), phosphates, mcg-at/l (В) at 0 m horizon, and as well velocity and direction of current (Г) at 0m horizon relating to the zero surface of 400 m

Фаунистический состав. В исследованный период в пелагиали зоны Сенегала в слое 0–100 м (0-дно) идентифицированы меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к следующим крупным таксонам: Polychaeta, Copepoda, Cladocera, Cirripedia, Ostracoda, Stomatopoda, Mysida, Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Euphausiacea, Decapoda, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda), Echinodermata, Chaetognatha, Cephalochordata, Siphonophorae, Tunicata (Appendicularia, Doliolida, Salpida), икринки и личинки рыб. Среди ветвистоусых ракообразных выявлено три вида: *Penilia avirostris*, *Evadne spinifera* и *Pseudevadne tergestina*. Среди веслоногих ракообразных идентифицировано 92 вида, а также представители четырех родов, которых не удалось определить до вида.

На исследованной акватории среди представителей крупных константных таксонов (за исключением Copepoda и Cladocera) повсеместно были распространены щетинкочелюстные и ракушковые ракообразные (табл. 1). Меньшую встречаемость имели представители десятиногих ракообразных (особенно широко были распространены представители сем. Luciferidae), личинки и икринки рыб, аппендикулярии, полихеты; на 50–60 % исследованной акватории встречены брюхоногие и личинки двустворчатых моллюсков, гиперииды. Эуфаузииды, сифонофоры и долиолиды отмечены на 25–50 % акватории. Остальные 9 таксонов встречались еще реже.

Таблица 1

Состав групп константных и второстепенных таксонов мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 г.
Composition of groups of constant and secondary meso-zooplankton taxa of the Senegalese coastal waters in December 2012

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Fr, %
	биотопическая	батиметрическая		
Константные				
Chaetognatha				100
Ostracoda				100
<i>Oithona plumifera</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	100
<i>Temora stylifera</i>	Н.	П.	ШТ.	100
<i>Paracalanus indicus</i>	Н.	П.	ШТ.	97
Decapoda				93
Pisces (личинки и икринки)				93
<i>Oncaea media</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	93
<i>Subeucalanus pileatus</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	90
<i>Clausocalanus furcatus</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	87
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	Н.	П.	ШТ.	87
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	О.	Инт.	ШТ.	87
Appendicularia				83
<i>Farranula gracilis</i>	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	83
<i>Nannocalanus minor</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	83
<i>Eucalanus monachus</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	80
<i>Euchaeta marina</i>	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	77
Polychaeta				73
<i>Clausocalanus jobei</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	73
<i>Temora turbinata</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	73
<i>Oithona similis</i>	Н-О.	Инт.	Косм.	70
<i>Penilia avirostris</i>				67
<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	67
<i>Centropages chierchiae</i>	Н-О.	П.	ШТ.	67
<i>Oncaea curta</i>	Н.	П.	ШТ.	67
Bivalvia				63
<i>Acrocalanus longicornis</i>	О.	П.	ШТ.	63
<i>Centropages furcatus</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в н.з.	63
<i>Pseudevadne tergestina</i>				60

<i>Acartia danae</i>	О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	60
Amphipoda				57
<i>Euterpina acutifrons</i>	Н.	П.	ШТ.	57
<i>Oncaea mediterranea</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	57
<i>Oncaea venella</i>	О.	П.	ШТ.	57
<i>Calocalanus contractus</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	53
<i>Clausocalanus</i> spp. (cop. I-V)				53
<i>Oithona brevicornis</i>	Н-О.	П.	ШТ.	53
<i>Paracalanus tropicus</i>	О.	П.	ШТ.	50
Gastropoda				50

Окончание табл. 1

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Fr, %
	биотопическая	батиметрическая		
Второстепенные				
Euphausiacea				47
<i>Corycaeus speciosus</i>	О.	Инт.	ШТ, вынос в б.з.	47
<i>Scolecithrix danae</i>	О.	Инт.	ШТ.	47
<i>Candacia curta</i>	О.	Инт.	ШТ.	43
<i>Ctenocalanus vanus</i>	Н-О.	П.	ШТ.	40
Siphonophorae				37
<i>Acrocalanus gracilis</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	37
<i>Eucalanus subtenuis</i>	О.	Инт.	ШТ.	37
<i>Rhincalanus cornutus</i>	О.	Инт.	ШТ.	37
<i>Macrosetella gracilis</i>	О.	П.	ШТ.	33
<i>Calocalanus pavo</i>	О.	П.	ШТ.	30
<i>Corycaeus brehmi</i>	О.	П.	ШТ.	30
<i>Oithona nana</i>	Н.	П.	ШТ.	30
<i>Oncaea conifera</i>	О.	Инт.	Косм.	30
<i>Paraeuchaeta hebes</i>	О.	П.	ШТ.	30
<i>Undinula vulgaris</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	30
Doliolidae				27
<i>Lucicutia flavicornis</i>	О.	Инт.	ШТ.	27
<i>Neocalanus gracilis</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	27

Примечание. Fr – частота встречаемости. 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. – ширококотропический (биотопом служат САЦВ и ЮАЦВ), СЦ. – североцентральный (биотопом служит САЦВ), ЮЦ. – южноцентральный (биотопом служит ЮАЦВ); высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.)

Среди ветвистоусых ракообразных *Penilia avirostris* и *Pseudevadne tergestina* были встречены более чем на половине исследованной акватории, а *Evadne spinifera* играла существенно меньшее значение в фауне района (табл. 1).

Из 92 видов веслоногих ракообразных только 27 видов – константные, распространенные более чем на половине исследованной акватории (табл. 1). Основу этой группы создавали поверхностные (63 %), нерито-океанические (52 %) ширококотропические (85 %) виды. Среди них три представителя, вероятно, имеют южноцентральный видовой ареал: *Subeucalanus pileatus*, *Temora turbinata* и *Calanoides carinatus*.

В группу второстепенных таксонов, встречавшихся на 25–50 % исследованной акватории, вошло 16 видов веслоногих ракообразных (табл. 1). Большая их часть – это океанические (69 %), интерзональные (50 %) или поверхностные (50 %) ширококотропические (13 %) виды. Среди них два вида (*Acrocalanus gracilis*, *Undinula vulgaris*) имеют южноцентральный видовой ареал.

Группа случайных таксонов была представлена 49 видами веслоногих ракообразных, из которых подавляющее большинство – это океанические (77 %), поверхностные (77 %) ширококотропические (75 %) виды.

Численность и биомасса мезозoopланктона. Средние значения численности и биомассы на исследованной акватории составили $15,5 \pm 2,6$ тыс. экз./м³ и 950 ± 210 мг/м³. Основу численности создавали веслоногие ракообразные, прежде всего неритический *Paracalanus indicus* и нерито-океанические *Oncaea media* и *Oithona plumifera*; высокой была относительная численность науплиальных стадий развития представителей рода *Eucalanus* (рис. 3). Кроме них, важную роль играли двустворчатые моллюски и ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris*. Основу биомассы формировали главным образом ветвистоусые ракообразные (*Penilia avirostris*), веслоногие ракообразные (*Paracalanus indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*) и их науплии, а также щетинкочелюстные и десятиногие ракообразные сем. Luciferidae.

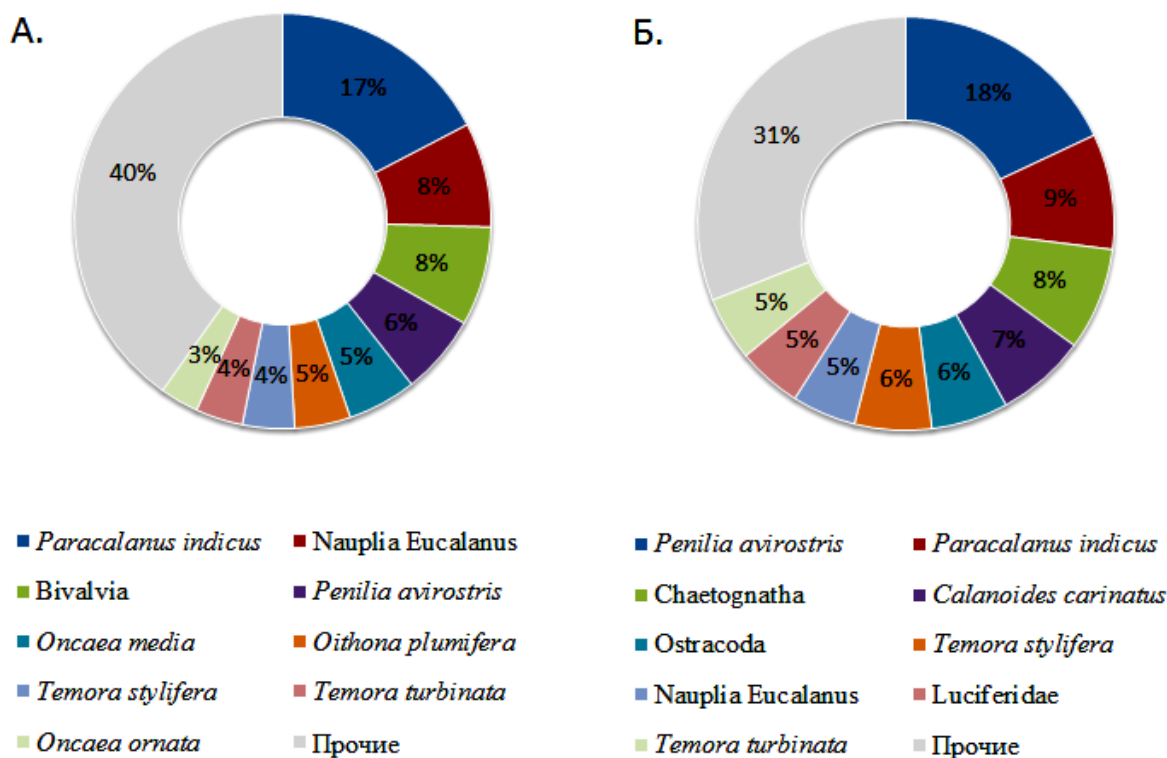


Рис. 3. Относительная численность (А) и биомасса (Б) таксонов мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 г.
Fig.3. Relative abundance (A) and biomass (B) of meso-zooplankton taxa of the Senegalese coastal waters in December 2012

Пространственное распределение мезозoopланктона было неравномерным: показатели обилия изменялись в широком диапазоне от 2 тыс. экз./м³ и 130 мг/м³ до 58 тыс. экз./м³ и 6 г/м³. Несмотря на то, что проявлялась общая тенденция к понижению концентрации планктона в направлении от берега, пятна его локальных скоплений образовывались как на шельфе, так и мористее (рис. 4). К северу от п-ва Зеленый Мыс выявлено несколько зон интенсивного развития мезозoopланктона, где значения численности и биомассы превышали 20 тыс. экз./м³ и 1 г/м³. Одна из них располагалась на северном крае полигона над глубинами около 400 м, здесь отмечено высокое обилие *Calanoides carinatus*, *Paracalanus indicus*, науплиев представителей родов *Eucalanus* и *Calanus*, а также *Penilia avirostris*. Другая зона распространялась как на шельфе, так и над материковым склоном (глубины 30–300 м) и обособлялась благодаря высокому обилию *Paracalanus indicus*, *Calanoides carinatus*, *Centropages chierchiae*, *Evadne spinifera* и науплиев рода *Eucalanus*. Обе зоны находились под влиянием вод СМФ. В районе прибрежного апвеллинга, развивавшегося севернее п-ва Зеленый Мыс, ожидаемого высокого обилия мезозoopланктона не зафиксировано.

Южнее п-ва Зеленый Мыс тоже выявлены две зоны интенсивного развития планктона (рис. 4). Первая зона располагалась непосредственно за полуостровом на шельфе над глубинами 20–50 м и биотопически была приурочена к апвеллинговым водам; здесь значения численности и биомассы достигали 26 тыс. экз./м³ и 1,7 г/м³ за счет высокого обилия *Paracalanus indicus*, *Temora turbinata*, *Penilia avirostris* и брюхоногих моллюсков. Вторая зона располагалась на южном крае полигона над глубинами около 20 м и была приурочена к водам шельфа, модифицированным мощным речным стоком; здесь отмечены наибольшие значения численности и биомассы планктона (58 тыс. экз./м³ и 6 г/м³) благодаря интенсивному развитию *Penilia avirostris* и брюхоногих моллюсков.

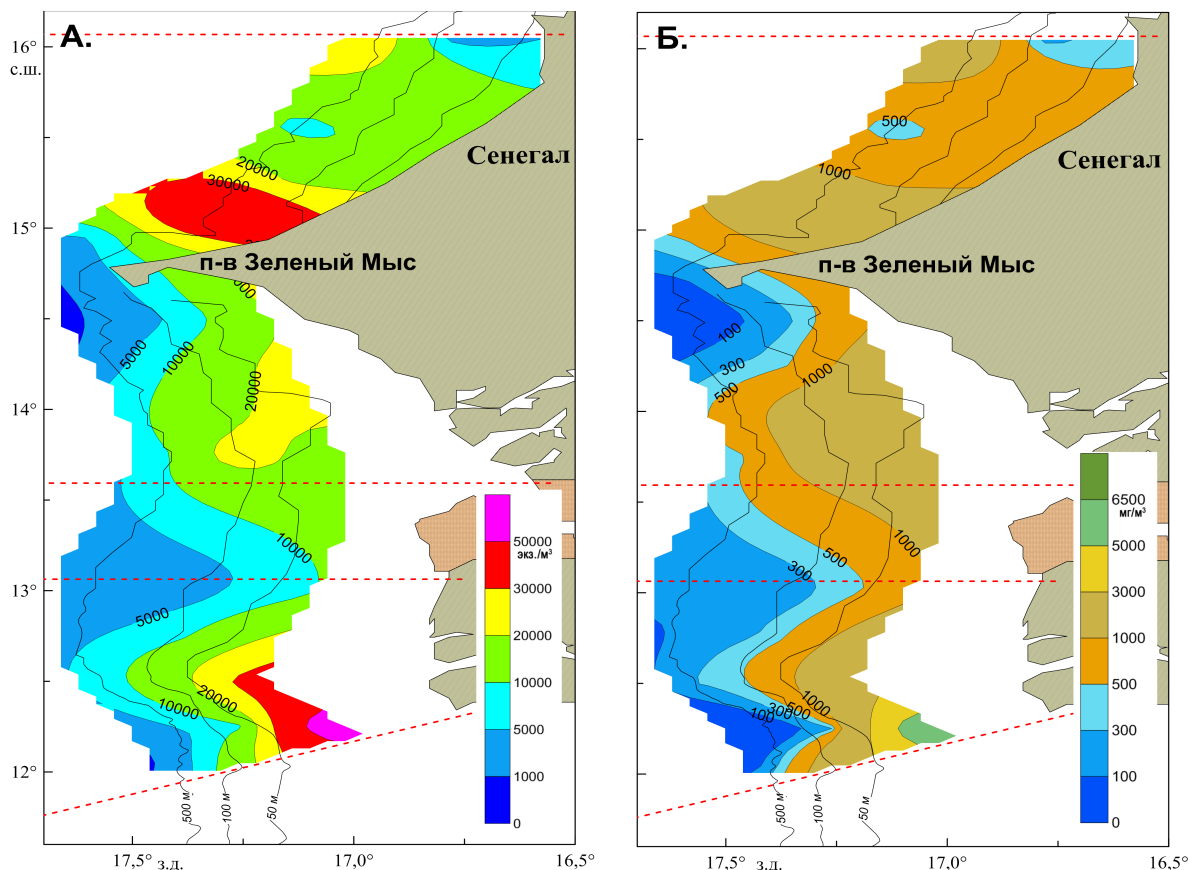


Рис. 4. Пространственное распределение численности, экз./м³ (А) и биомассы, мг/м³ (Б) мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 г.

Fig.4. Spatial distribution of abundance, sp./m³ (A) and biomass, mg/m³ (B) of meso-zooplankton of the Senegalese coastal waters in December 2012

Ценотическая организация мезозoopланктона. Результаты многомерного анализа свидетельствуют, что на уровне сходства около 60% статистически достоверно (судя по результатам ANOSIM-анализа: $R_0 = 0,764$, $p = 0,1 \%$) выделяются три кластера I, II и III (рис. 5).

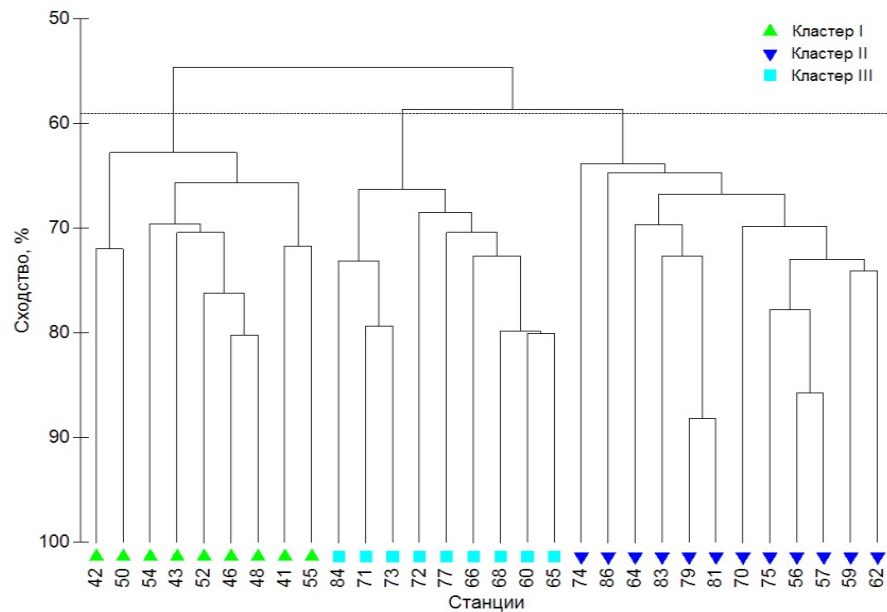


Рис. 5. Дендрограмма кластерного анализа стандартизированных и трансформированных данных численности таксонов мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 г.

Fig.5. Dendrogram of cluster analysis of standardized and converted data on abundance of meso-zooplankton taxa of the Senegalese coastal waters in December 2012

Судя по данным SIMPER-анализа, сходство видовой структуры в пределах каждого кластера изменяется от 55 % (кластер I) до 65 % (кластер III). Различие видовой структуры между кластерами I и II составляет 62 %. Оно обусловлено, прежде всего, более высокой относительной численностью *Paracalanus indicus*, науплий *Eucalanus* spp. и *Calanoides carinatus* в кластере I (вклад в различие 14, 14 и 7 % соответственно), а также более высокой относительной численностью *Temora turbinata* в кластере II (вклад в различие 9 %). Различие структуры между кластерами I и III составляет 70 %. Оно связано с более высокой относительной численностью *Oncaea ornata* и *Oithona plumifera* в кластере III (вклад в различие 14 и 7 % соответственно), а также более высокой относительной численностью науплий *Eucalanus* spp., *Paracalanus indicus* и *Calanoides carinatus* в кластере I (14, 11 и 6 % соответственно). Различие видовой структуры между кластерами II и III составляет 65 %. Оно связано с более высокой относительной численностью *Paracalanus indicus* и *Temora turbinata* в кластере II (вклад в различие 16 и 10 % соответственно), а также с более высокой относительной численностью *Oncaea mediterranea*, *Oithona plumifera* и *Clausocalanus* spp. в кластере III (вклад в различие 14, 7 и 6 % соответственно).

Полученным кластерам присвоен экологический статус обособленных сообществ мезозoopланктона [Clarke, Warwick, 2001].

Сообщество I. Сообщество характеризовалось относительно высокой численностью и биомассой (табл. 2). Его формировали преимущественно неритические и нерито-океанические виды. В его трофической структуре доминировали преимущественно тонкие фильтраторы и в меньшей степени грубые фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре сообщества функцию доминанта выполнял неритический широкоэкваториальный вид *Paracalanus indicus*, а также науплиальные стадии развития *Eucalanus monachus* и *Pareucalanus attenuatus*, а функцию субдоминантов – нерито-океанические южноцентральные и широкоэкваториальные виды *Calanoides carinatus* и *Oncaea media*, и неритический широкоэкваториальный вид *Temora stylifera* (рис. 6). Индекс Шеннона был относительно низким.

**Характеристика сообществ мезозoopланктона прибрежных вод
Сенегала в декабре 2012 г.**

**Characteristics of the meso-zooplankton communities of the
Senegalese coastal waters in December 2012**

Параметр	Сообщества		
	I	II	III
Численность, экз./м ³	19420 ±5500	19320±4540	7475±2889
Биомасса, мг/м ³	970±230	1440±520	390±150
Количество видов/таксонов	101	92	102
Индекс Шеннона, бит/экз.	3,95±0,12	3,88±0,19	4,19±0,19
Индекс выравненности Пиелу	0,73±0,02	0,72±0,03	0,73±0,01
Относительная численность, %			
– неритических видов	41	54	21
– нерито-океанических видов	40	32	37
– океанических видов	19	14	42
– тонких фильтраторов	52	38	22
– грубых фильтраторов	23	31	16
– организмов со смешанным типом питания	6	7	7
– мелких хватателей	16	21	49
– крупных хватателей	2	2	5
– непитающихся	1	1	1

Это сообщество распределялось севернее п-ва Зеленый Мыс на всей исследованной акватории как на шельфе, так и мористее (рис. 7). Граница его пространственного распределения на юге совпадала с южной границей СМФ (рис. 2, 7).

Сообщество II. Сообщество так же, как и предыдущее сообщество, отличалось относительно высокими показателями обилия (табл. 2). Оно было сформировано преимущественно неритическими видами. В его трофической структуре так же доминировали тонкие и грубые фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре функцию доминантов выполнял не только *Paracalanus indicus*, но и *Penilia avirostris*, и личинки двустворчатых моллюсков; а функцию субдоминантов – нерито-океанические южноцентральные и широкотропические *Temora turbinata* и *Oncaea media*. Индекс Шеннона так же был относительно низким.

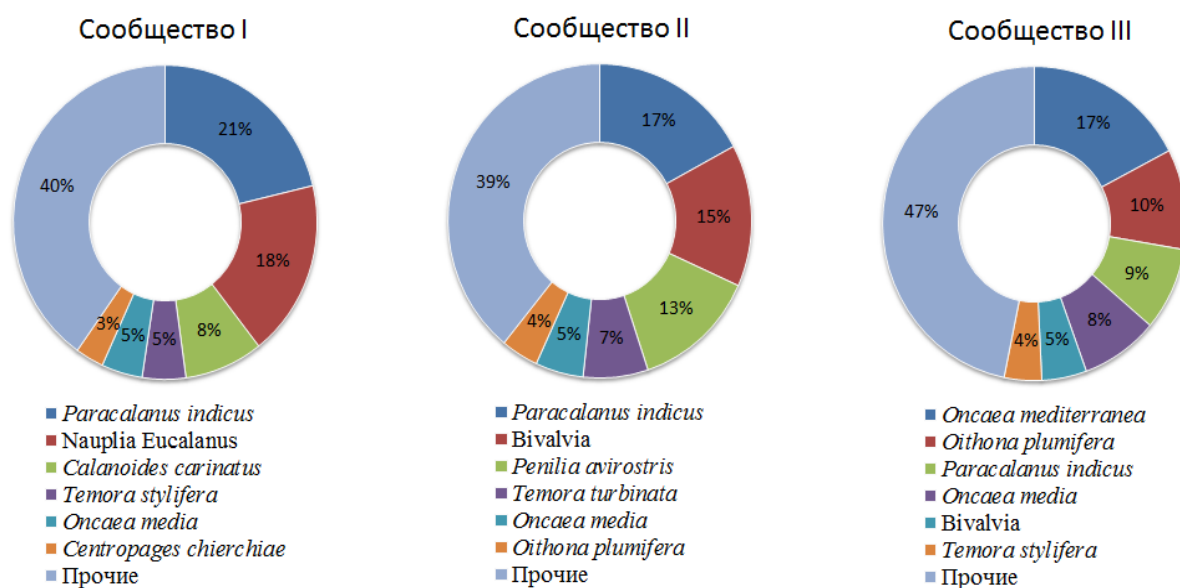


Рис. 6. Относительная численность структурообразующих таксонов сообществ мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 г.
 Fig.6. Relative abundance of structure-forming taxa of the meso-zooplankton communities of the Senegalese coastal waters in December 2012

Это сообщество распространялось вдоль побережья Сенегала южнее п-ва Зеленый Мыс как над шельфом, так и над материковым склоном; и только около 14° с.ш. оно было вынесено далеко за пределы шельфа (рис. 7). Сообщество биотопически было приурочено к прибрежным водам, модифицированным либо под влиянием апвеллинга (около 14° с.ш.), либо под влиянием вод речного стока (около 12–13° с.ш.) (рис. 2, 7).

Сообщество III. Показатели обилия этого сообщества были более чем в 2,5 раза ниже по сравнению с предыдущими сообществами (табл. 2). В его биотопической структуре доминировали океанические и нерито-океанические виды; хотя доля неритических видов также была высока. Трофическая структура определялась главным образом мелкими хватателями. В видовой структуре доминировали широкотропические океанические и нерито-океанические виды *Oncaea mediterranea* и *Oithona plumifera*, тогда как в роли субдоминантов выступали широкотропические неритические и нерито-океанические виды *Paracalanus indicus* и *Oncaea media* (рис. 6). Индекс Шеннона превышал 4,0 бит/экз. и был максимальным среди всех трех сообществ.

Сообщество распространялось южнее п-ва Зеленый Мыс преимущественно в океанической части и над материковым склоном (рис. 7). Кроме того, оно проникало на шельф как на севере (около 14,5° с.ш.), так и на юге (около 12,5° с.ш.) акватории своего распределения. Очевидно, что это сообщество было ассоциировано с северной ветвью Межпассатного противотечения и биотопически приурочено к ЮАЦВ (рис. 2, 7).

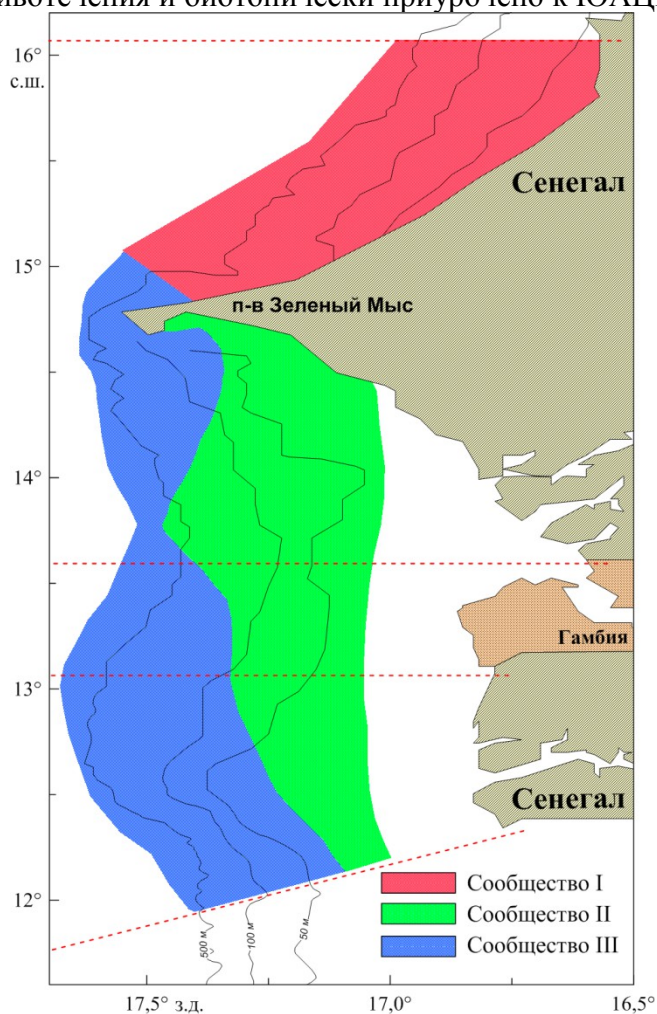


Рис. 7. Пространственное распределение сообществ мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала в декабре 2012 г.

Fig.7. Spatial distribution of the meso-zooplankton communities of the Senegalese coastal waters in December 2012

Обсуждение

Наши исследования, проведенные в декабре 2012 г., судя по классификации, представленной в [Douf, 1991], пришлось на переходный период между теплым и холодным гидрологическими сезонами. В этот период обычно отмечается наиболее сложная гидрологическая структура вод, связанная с активизацией Канарского течения и миграцией СМФ на юг (около 15° с.ш.). В итоге на акваторию прибрежной зоны Сенегала одновременно оказывали влияние воды северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения, воды прибрежного апвеллинга и пресные воды интенсивного материкового стока. Такие особенности гидрологической структуры наблюдались и в период наших исследований, и они определяли фаунистический состав мезопланктона прибрежья Сенегала.

Полученный нами фаунистический список сопоставим со списками, приводимыми другими авторами для района Канарского апвеллинга [Гордеева, Шмелева, 1974; Vives, 1982; Carola, 1994]. Все представители крупных таксонов, а также виды ветвистоусых и веслоногих ракообразных типичны для вод Канарского апвеллинга [Гордеева, Шмелева, 1971; Thiriot, 1978]. Одни из них играют важную роль в структуре зоопланктона вод Сенегала в течение всего года, а другие отмечены в фауне только в определенный гидрологический сезон [Gaudy, 1964; Gaudy, Segun, 1964; Segun, 1966; Diouf, 1991].

Щетинкочелюстные, аппендикулярии, моллюски, остракоды, личинки десятиногих ракообразных *Lucifer* spp., ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* обычно встречаются у прибрежья Сенегала в течение всего года [Gaudy, 1964; Gaudy, Segun, 1964; Segun, 1966]. В декабре 2012 г. эти таксоны участвовали в формировании не только фаунистического фона района (были константными по частоте встречаемости), но и составляли основу численности или биомассы. Среди веслоногих ракообразных в течение круглого года обычно отмечают *Subeucalanus pileatus*, *Eucalanus subtenuis*, *Euchaeta marina*, *Scolecithrix danae*, *Temora stylifera*, *Temora turbinata*, *Centropages chierchiae*, *Candacia pachidactyla* и *Candacia curta* [Gaudy, 1964; Gaudy, Segun, 1964; Segun, 1966]. Судя по нашим данным, большинство указанных видов – константные или второстепенные широкоэкваториальные виды, так же играющие важную роль в создании фаунистического фона района (табл. 1), а некоторые из них (*Temora stylifera*) участвовали и в создании основы численности (рис. 3). Только два вида этой группы – *Subeucalanus pileatus* и *Temora turbinata* – константные южноцентрально-экваториальные виды, биотопически связанные с ЮАЦВ.

Веслоногие ракообразные *Calanoides carinatus*, *Pareucalanus attenuatus*, *Eucalanus crassus*, *Paraeuchaeta hebes* и *Candacia bipinnata* встречаются в фауне прибрежья Сенегала только в переходный и холодный гидрологический сезоны [Gaudy, 1964; Gaudy, Segun, 1964; Segun, 1966]. Два из них (*Calanoides carinatus* и *Pareucalanus attenuates*) были широко распространены на исследованной акватории в декабре 2012 г. (табл. 1) и формировали локальные зоны интенсивного развития зоопланктона в зоне воздействия СМФ. Остальные три вида из этого списка встречались реже или единично и не играли заметной роли в структуре зоопланктона.

Сравнивая фауну копепод прибрежья Сенегала (табл. 1) и прибрежья Марокко [Лидванов и др., 2013, 2017], можно отметить некоторое сходство. Как на юге, так и на севере экосистемы Канарского апвеллинга по числу видов преобладают поверхностные океанические широкоэкваториальные виды. Однако существуют и заметные различия. Во-первых, несмотря на преобладание океанических видов, в водах прибрежья Марокко фаунистический фон формируют главным образом неритические широкоэкваториальные

виды; наибольшую частоту встречаемости среди них имеют три вида (*Paracalanus indicus*, *Oncaea curta* и *Acartia clausi*), которые одновременно служат облигатными кодоминантами в видовой структуре прибрежного апвеллингового сообщества [Лидванов и др., 2017]. В водах прибрежья Сенегала в декабре 2012 г., наоборот, фаунистический фон формировали нерито-океанические и океанические виды (табл. 1). Среди них существенную роль играли представители сем. Eucalanidae, что не характерно для вод прибрежья Марокко. И только один из трех облигатных неритических кодоминантов зоны Марокко – *P. indicus* – был распространен практически повсеместно в зоне Сенегала и так же участвовал в формировании основы численности и биомассы (табл. 1; рис. 3). Во-вторых, сравнивая зоогеографическую структуру фаун севера и юга экосистемы Канарского апвеллинга, можно отметить, что в водах прибрежья Сенегала обнаружен только один случайно встреченный североцентральный вид *Calanus helgolandicus* (табл. 1); тогда как в водах прибрежья Марокко количество видов с таким типом ареала на порядок больше [Лидванов и др., 2013]. С другой стороны, виды с южноцентральной ареалом часто встречаются в обеих зонах; хотя в зоне прибрежья Сенегала эти виды играют более существенную роль как в фауне (часть из них входит в состав группы константных таксонов), так и в структуре сообществ (выступают в качестве доминантов или субдоминантов) (табл. 1, рис. 6).

В целом преобладание океанических широкотропических видов как в пелагиали прибрежья Марокко, так и в пелагиали прибрежья Сенегала соответствует положению экосистемы Канарского апвеллинга в пределах тропической зоогеографической области [Беклемишев, 1969]. Различия в составе и структуре фауны копепод, отмечаемые на севере и на юге экосистемы Канарского апвеллинга, очевидно, связаны с различиями в структуре биотопа прибрежий Марокко и Сенегала. Биотоп пелагиали прибрежья Марокко формируется под подавляющим влиянием САЦВ, что и обуславливает значимое присутствие здесь населяющих эту водную массу североцентральных видов. Южноцентральные виды, которые часто встречаются в водах прибрежья Марокко, проникают сюда с водами ЮАЦВ [Лидванов и др., 2013]. Они выносятся с юга не только поверхностным Межпассатным противотечением, но и Канарским подповерхностным течением. Последнее представляет собой узкий, прижатый к континентальному склону поток, распространяющийся на глубинах от 100–200 до 500 м с юга до Пиренейского полуострова. В частности, южноцентральный вид *Calanoides carinatus*, несмотря на биотопическую связь с водами ЮАЦВ, – типичный для прибрежья Марокко и всего района Канарского апвеллинга константный вид, играющий заметную роль в структуре населения зоопланктона [Грузов и др., 1996; Hernández-León et al., 2007]. И, вероятно, в водах побережья Марокко формируется его зависимая нестерильная популяция, распространению которой на север способствует Канарское подповерхностное течение [Postel et al., 1995].

Биотоп прибрежья Сенегала сформирован преимущественно ЮАЦВ, что и обуславливает важную роль южноцентральных видов, населяющих эту водную массу. Только в переходный и холодный гидрологические сезоны, как описано выше, прибрежье Сенегала находится под влиянием САЦВ, которая в поверхностных слоях проникает с севера в составе интенсифицированного Канарского течения. Очевидно, что вместе с этой водной массой в декабре 2012 г. в район исследований проникло население вод Канарского течения, в том числе и виды с североцентральной видовой ареалом.

Средние значения показателей обилия мезозоопланктона, зарегистрированные в районе исследований в декабре 2012 г., сопоставимы с таковыми, полученными ранее в зоне Сенегала другими исследователями [Binet, 1991; Berraho et al., 2015]. Эти значения, превышающие 15 тыс. экз./м³ и 900 мг/м³, соответствуют основному сезонному максимуму численности и биомассы мезозоопланктона, который приходится на ноябрь–январь [Diouf, 1991; Berraho et al., 2015]. Более того, эти значения сопоставимы с

показателями развития зоопланктона, отмеченными в других районах экосистемы Канарского апвеллинга [Глушко, Лидванов, 2012; Лидванов и др., 2017].

Судя по результатам наших исследований, основу численности мезозоопланктона прибрежья Сенегала создавал преимущественно один неритический широкотропический вид веслоногих ракообразных *Paracalanus indicus* (рис. 3). Это типичный константный структурообразующий вид, характерный для многих прибрежных апвеллинговых экосистем, в которых он, как правило, служит доминантом [Hidalgo et al., 2010; Лидванов и др., 2013, 2017]. Основу биомассы формировал не только *Paracalanus indicus*, но и неритический широкотропический вид ветвистоусых ракообразных *Penilia avirostris* (рис. 3). Это вид так же широко распространен в районе Канарского апвеллинга и очень часто формирует пятна повышенных концентраций [Хлыстов, Кейта, 1988; Лидванов и др., 2013]. Оба этих вида, будучи г-стратегами и тонкими фильтраторами, способны потреблять водоросли, бактерии и простейших размером 1–6 мкм и активно размножаются на акваториях с высокой первичной продукцией.

Традиционно в качестве основной причины высокой биологической продуктивности восточных пограничных экосистем рассматривают прибрежный апвеллинг [Берников и др., 2002; Александров, 2007]. В районе Канарского апвеллинга его ведущее значение наглядно продемонстрировано в северных районах [Hernández-León et al., 2007; Arístegui et al., 2009]. Но на более или менее ограниченных акваториях этой экосистемы не менее важную роль могут приобретать фронтальные зоны и материковый сток [Лидванов и др., 2010; Грабко и др., 2017]. В феврале 2012 г. высокая биологическая продуктивность вод отдельных акваторий прибрежья Сенегала, по-видимому, формировалась независимо тремя различными путями. В частности, к северу от п-ва Зеленый Мыс ведущее значение имел СМФ (рис. 2, 4). Ситуации, когда под влиянием этого фронта развивалась высокопродуктивная зона, неоднократно описаны [Гордеева, Шмелева, 1971; Жигалова, 1976; Лидванов и др., 2010]. Очевидно, что активные динамические процессы, протекающие в смешанных водах СМФ, создают благоприятные условия для размножения, развития и концентрирования планктона. Об этом свидетельствуют не только высокие значения численности и биомассы, но и обилие науплиев *Calanoides carinatus* и представителей рода *Eucalanus*. Вторая высокопродуктивная зона, выявленная на шельфе южнее п-ва Зеленый мыс, судя по ее пространственно-биотопическому распределению (рис. 2, 4), развивалась за счет структурообразующих таксонов сообщества вод шельфа (*P. indicus*, *T. turbinata*, *P. avirostris* и *Bivalvia*) по классическому сценарию – под влиянием прибрежного подъема вод. И, наконец, третья зона, где отмечены экстремально высокие значения численности и биомассы, располагалась на юге исследованной акватории и биотопически была приурочена к распресненным и насыщенным биогенными элементами шельфовым водам, модифицированным мощным материковым стоком. Она формировалась за счет интенсивного развития только двух структурообразующих таксонов сообщества вод шельфа (*P. avirostris* и личинок *Bivalvia*), что, вероятно, может быть связано с их большей экологической валентностью по отношению к фактору солености. В этой же зоне, благодаря высокой концентрации биогенных элементов, наблюдалась очень интенсивная вегетация диатомовых водорослей (Дюшков Н.П., устное сообщение). Помимо этого, здесь же были встречены пресноводные виды синезеленых и зеленых водорослей, хотя пресноводная мезопланктонная фауна так и не была обнаружена.

Ценотическая организация зоопланктона наиболее полно исследована на севере экосистемы Канарского апвеллинга – в районе Марокко [Лидванов и др., 2010, 2017]. Для района Сенегала подобные литературные сведения отсутствуют. Тем не менее на основе приведенных результатов (рис. 5) и с привлечением концепции архитектурного комплекса пелагических сообществ К.В. Беклемишева [1969] возможно типизировать выделенные сообщества мезозоопланктона. Сообщество II, биотопически приуроченное к шельфовым водам, которые модифицированы прибрежным апвеллингом или речным

стоком (рис. 7), и сформированное преимущественно неритическими видами, характеризовалось высокими численностью и биомассой, относительно низкими индексами видового разнообразия и выравненности (табл. 2) и, очевидно, представляет собой типичное неритическое сообщество. Сообщество III, биотопически приуроченное к водам северной ветви Межпассатного противотечения (рис. 7) и сформированное преимущественно океаническими и нерито-океаническими видами, отличалось низкими численностью и биомассой, более высоким индексом видового разнообразия (табл. 2). 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 обуславливает его высокое видовое разнообразие и важную роль неритических видов в видовой структуре (рис. 6).

Аналогичные два основных сообщества – неритическое, биотопически связанное с водами прибрежного апвеллинга, и дальненеритическое, ассоциированное с водами Канарского течения, – идентифицированы в пелагиали побережья Марокко [Лидванов и др., 2017].

Выяснение происхождения и причин дифференцировки сообщества I, выявленного к северу от п-ва Мыс Зеленый, требует тщательного изучения акваторий, находящихся под влиянием мигрирующего СМФ. Проведенные ранее исследования позволили описать подобное сообщество СМФ на юге побережья Марокко, а также в зоне Мавритании [Глушко, Лидванов, 2012; Лидванов и др., 2017]. Его пространственно-биотопическая приуроченность к зоне смешения вод северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения, а также участие в формировании его структуры как североцентральных, так и южноцентральных видов позволило тогда предположить, что оно представляет собой сообщество экотонного типа, формирующееся между неритическими и дальненеритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании – с другой. Однако в настоящее время есть все основания полагать, что в зоне Сенегала выделенное сообщество I в реальности представляет собой целый комплекс сообществ, различных по происхождению, структуре и особенностям вертикального распределения. Высказанные предположения возможно подтвердить дополнительными исследованиями, непременно включающими в себя вертикальные послойные сборы зоопланктона.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А.С. Семенову и О.А. Дмитриевой за продуктивное обсуждение основных проблем и результатов исследования, а также Е.Н. Науменко за критические замечания и ценные советы.

Список литературы

Александров С.В. Биологическая продуктивность вод прибрежной экосистемы у побережья Северо-Западной Африки в 1994–2004 годах по показателям продукции фитопланктона и содержанию хлорофилла // Промыслово-океанологические исследования АтлантНИРО в 2004–2005 годах // Биопродуктивность вод и экология промысловых популяций: сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 2. Калининград: АтлантНИРО, 2007. С. 5–16.

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.

Берников Р.Г. [и др.]. Центрально-Восточная Атлантика / Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н. // Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. По результатам исследований АтлантНИРО и Запрыбпромразведки / Под ред. В.Н. Яковлева/. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 146–195.

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

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

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

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

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.

Жигалова Н.Н. Динамика развития зоопланктона в районе от мыса Кап-Блан до порта Сен-Луи с сентября по май 1971–1972 гг. // Океанологический режим промысловых районов Атлантического океана: сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. LXVII. Калининград: АтлантНИРО, 1976. С. 75–86.

Жигалова Н.Н. Межгодовая изменчивость зоопланктона у побережья Мавритании в летний период 1998–2000 годов // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2000–2001 годах: сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 1. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 85–94.

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

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. Т. XLVI. М.: ВНИРО, 1962. С. 201–214.

Канаева И.П. О количественном распределении планктона Атлантического океана // Исследования по программе Международного геофизического года. Сборник II: сб. науч. тр. / Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. LVII. М.: ВНИРО, 1965. С. 333–343.

Кухоренко К.Г. [и др.]. Промысловое описание продуктивных районов Атлантического океана (к югу от параллели 50° с.ш.) и Юго-Восточной части Тихого океана / Кухоренко К.Г., Сигаев И.К., Лукацкий В.Б., Чередниченко Ю.П., Гербер Е.М., Нестеров А.А., Чадаев В.А., Нигматуллин Ч.М., Касаткина С.М., Фролкина Ж.А., Анিকেев В.Г. // ФГУП «АтлантНИРО». Калининград: Капрос, 2013. 415 с.

Лидванов В.В., Жигалова Н.Н., Бутович Я.Ф. Зоопланктонные базы данных и их эксплуатация в АтлантНИРО // «Комплексные и гидробиологические базы данных: ре-

сурсы, 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 мезозoopланктона в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений // *Океанология*, 2010. Т. 50, № 3. С. 356–364.

Лидванов В.В. [и др.]. Таксономический состав мезозoopланктона 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.

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

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

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.

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.

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: ВНИРО, 2003. 202 с.

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., 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.

Семенова С.Н., Кудерский С.К. Особенности развития фитоцены у атлантического побережья королевства Марокко в холодный и теплый сезоны 1994–1999 годов // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2000–2001 годах. Т. 1. Атлантический океан и Юго-Восточная часть Тихого океана: сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 72–85.

Хлыстова Л.М., Кейта А. Зоопланктон (состав и распределение) // Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи / под ред. Еремеева В.Н. / Киев: Наукова думка, 1988. С. 257–274.

Хромов Н.С. Распределение и динамика планктона и питание сардинеллы в промысловых районах у западных берегов Африки // Исследования по программе Международного геофизического года: сб. науч. тр. / Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 46. М.: ВНИРО, 1962 а. С. 214–235.

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. Т. 46. М.: ВНИРО, 1962 б. С. 393–404.

Aristegui J. [et al.]. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling / *Aristegui J., 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 / *Berraho A., Somoue L., Hernández-León S., Valdés L.* // *Oceanographic and biological features in the*

Canary Current Large Marine Ecosystem: IOC Technical Series / Paris: IOC-UNESCO, 2015. № 115. P. 183–195.

Binet D. Dynamique du plankton dans les eaux cotieres oust-africaines: ecosystems equilibres et disequilibres // Pecheries Ouest Africaines. Variabilite, instabilite et changement. Eds. Cury Ph., Roy C. Paris: Institut Francais de Recherche Scientifique Pour le Developpement en Cooperation, 1991. P. 17–136.

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. 175 p.

Diouf P.S. Le zooplankton au Sénégal // Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement. Eds. Cury Ph., Roy C. Paris: Institut Français de Recherche Scientifique Pour le Développement en Coopération, 1991. P. 103–116.

Gaudy R. Sur une nouvelle espèce du genre *Euchaeta* (Copepoda calanoida) des eaux de Dakar // Recueil des Travaux de la Station marine d'Endoume, 1964. Vol. 34, № 50. P. 4–14.

Gaudy R., Segun G. Note sur la repartition annuelle des Copépodes pélagiques des eaux de Dakar // Recueil des Travaux de la Station marine d'Endoume, 1964. Vol. 34, № 50. P. 211–217.

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. [et al.]. Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system // Hidalgo P., Escribano R., Vergara O., Jorquera E., Donoso K., Mendoza P. // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2010. Vol. 57. № 24–26. P. 2089–2097.

Médina-Gaertner M. Analyse des communautés zooplanctoniques de la baie de Dakar et leurs relations avec l'hydrographie // Investigación Pesquera, 1988. Vol. 52, № 1. P. 17–36.

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

Segun G. Contribution à l'étude de la biologie du plankton de la baie de Dakar. Etude quantitative et observation écologique au cours d'un cycle annuel // Bull. IFAN, 1966, Sér A, T. XXXIII, № 28 (1). P. 1–90.

Séret C. Zooplancton de la Côte sud de la presqu'île du cap Vert (Sénégal) // Rapport Provisoire du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, 1983. P. 157–188.

Thiriot A. Zooplankton Communities in the West African Upwelling Area // Upwelling Ecosystems / Eds. R. Boje, M. Tomzak / Berlin: Springer-Verlag, 1978. P. 32–61.

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.