

На правах рукописи

ЛИДВАНОВ
Вячеслав Владиславович

МЕЗОЗООПЛАНКТОН В РАЙОНЕ КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2014

Работа выполнена в Федеральном государственном унитарном предприятии «Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Калининград

**Научный
руководитель:**

Науменко Елена Николаевна, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Федерального государственного унитарного предприятия «Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии».

**Официальные
оппоненты:**

Крылов Александр Витальевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии водных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Мархасева Елена Львовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории морских исследований Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологического института РАН.

**Ведущая
организация:**

Федеральное государственное унитарное предприятие «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Защита состоится 22 октября 2014 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1., факс (812) 328-29-41.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат диссертации разослан « ____ » _____ 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Сиделева Валентина Григорьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Канарский апвеллинг – крупнейшая морская экосистема, располагающаяся вдоль атлантического побережья западной Африки и Пиренейского полуострова между 12 и 44° с.ш. на акватории площадью около 1,1 млн. км² (Hernández-León et al., 2007; Arístegui et al., 2009). Как и другие восточные пограничные апвеллинговые экосистемы, она характеризуется высокой биологической продуктивностью вод и относится к одному из важнейших районов международного рыболовства. Ежегодный вылов рыбы здесь превышает 2 млн т, что составляет около 10% от общего вылова в Атлантике (Доманевский, 1998). Вследствие интенсификации международного рыболовства в течение последних десятилетий район Канарского апвеллинга находится в сфере активных промыслово-океанологических исследований, и поэтому к настоящему времени хорошо изучен в этом аспекте (Берников и др., 2002; Чернышков и др., 2005). Но другие компоненты экосистемы этого района, особенно фито- и зоопланктон, все еще остаются малоизученными по сравнению с аналогичными апвеллинговыми районами Атлантического и Тихого океанов (Бенгельским, Перуанским, Калифорнийским) (Гейнрих, 1993).

Целенаправленное изучение зоопланктона атлантического побережья Африки как важнейшего компонента пелагического населения и как кормовой базы основных промысловых видов рыб начато в 20-х годах XX столетия с экспедиции датской шхуны «Дана» и продолжено в 50-х годах в ходе работ по программе Международного геофизического года, а затем в 70-х годах при выполнении программы CINECA (Канаева, 1962; Виноградов, 1968). Российские исследования в этом районе ведут свою историю с мая 1957 г., когда в БалтНИРО (г. Калининград) была организована первая научно-промысловая экспедиция к берегам Африки на БМРТ «Казань» (Букатин и др., 2010).

Эти работы расширили представления о фауне мезозоопланктона, особенно веслоногих ракообразных, об особенностях его горизонтального и вертикального распределения, о закономерностях формирования его скоплений, о биологии некоторых массовых видов (Канаева, 1962; Хромов, 1962; Павлов, 1968; Гордеева, Шмелева, 1971, 1974; Жигалова, 1976; Рудяков, 1979; Thiriot, 1978; Weikert, 1982; Postel et al., 1995). Однако большинство результатов основано на эпизодических или однократных сборах, проведенных на крайне ограниченных по площади полигонах. Поэтому важные в теоретическом и практическом плане экологические вопросы, касающиеся ценотической организации мезозоопланктонного населения, особенностей распределения сообществ и локализации ценотических границ между ними, сезонной и межгодовой динамики, до сих пор остаются открытыми.

Цель и задачи исследования. Цель работы – установить особенности структуры и динамики мезозоопланктона района Канарского апвеллинга у побережья Марокко и в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Изучить видовой состав мезозоопланктона побережья Марокко, а также роль отдельных видов и таксономических групп в формировании фауны района исследований и ее биотопическую, батиметрическую и зоогеографическую структуры.

2. Исследовать особенности горизонтального распределения мезозоопланктона побережья Марокко и, в том числе, его ценотическую организацию, особенности пространственно-биотопического распределения сообществ, их биотопическую, трофическую и видовую структуры.

3. Изучить сезонную и межгодовую динамику численности, биомассы и биотопической, трофической, видовой структур мезозоопланктона побережья Марокко.

4. Исследовать вертикальное распределение мезозоопланктона в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений и, в том числе, оценить видовой состав, ценотическую и хорологическую организацию в связи с особенностями биотопа.

Научная новизна работы. Впервые проведено комплексное описание фауны мезопланктона побережья Марокко: выполнена ревизия видового состава, оценена биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая структуры фауны, а также частота встречаемости ее представителей. Впервые зафиксированы два вида веслоногих ракообразных – *Euchaeta paraconcinna* Fleminger, 1957 и *Paracalanus tropicus* Andronov, 1977, ранее не указывавшихся для района исследований.

Впервые проведен анализ ценотической организации мезозoopланктона, пространственно-биотопического распределения и биотопическая, трофическая и видовая структуры его сообществ, их сезонная и межгодовая динамика. Показано, что сезонные изменения обилия и видовой структуры основных сообществ мезозoopланктона не выражены. В межгодовой динамике отмечены сдвиги численности и биомассы мезозoopланктона, а также перестройка видовой, трофической, биотопической структур, которые произошли в конце 1998 – начале 1999 гг. вследствие главного режимного сдвига в Мировом океане в 1998 г.

Впервые выявлена вертикальная ценотическая граница между сообществами мезозoopланктона северного и южного происхождения, роль которой выполняет южная граница Сенегало-Мавританской фронтальной зоны. Показано, что в формировании высокопродуктивной зоны, расположенной у м. Кап-Блан, участвуют сообщества мезозoopланктона северного происхождения – поверхностное неритическое и интерзональное, развивающиеся вдоль побережья Марокко, резко меняющие здесь свое вертикальное распределение. Механизм формирования этой высокопродуктивной зоны не связан с апвеллингом, а обусловлен спецификой формирования Сенегало-Мавританской фронтальной зоны и протекающими в ней процессами.

Теоретическое и практическое значение. Исследования расширили представление о зоогеографии отдельных видов, позволили выявить особенности ценотической организации, пространственного распределения сообществ мезозoopланктона, их структуру, сезонную и межгодовую динамику во взаимосвязи с особенностями биотопа. Эти результаты имеют общебиологическое значение и могут служить основой для дальнейшего развития теории структуры и функционирования морских прибрежных экосистем.

Практическое значение определяется использованием полученных результатов для оценки экологического состояния экосистемы района Канарского апвеллинга в условиях изменения климата и антропогенного воздействия, а также для оценки кормовой базы важнейших промысловых рыб-планктофагов и совершенствования экосистемного подхода в управлении запасами рыб и регулировании промысла. Результаты могут быть использованы в курсах лекций в ВУЗах по специальностям «гидробиология», «экология», «зоогеография».

Личный вклад автора состоит в анализе данных, полученных при обработке материалов мезозoopланктонных сборов 1994-2007 гг. в районе Канарского апвеллинга. Лично автором выполнена камеральная обработка 364 проб мезозoopланктона, собранных в районе исследований в период с 2004 по 2007 гг., а также проведен сбор материала в 47-м рейсе СТМ «Атлантниро» осенью 2005 г.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены и обсуждены на IV Всероссийской школе по морской биологии (Ростов-на-Дону, 2005); на IX, X съездах Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006; Владивосток 2009); на VI Международной конференции, посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 2010); на XV конференции по промысловой океанологии, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича (Светлогорск, 2011); на ежегодных научных конференциях Международного совета по исследованию моря (ИКЕС) (Копенгаген, Дания, 2007; Гданьск, Польша, 2011); на Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» (Светлогорск, 2012); на научном семинаре лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (2010); на коллоквиуме лаборатории экологии планктона Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (2012); на отчетных сессиях биоло-

гической секции Ученого совета Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «АтлантНИРО») (2004-2012 гг.).

Основные положения диссертации, выносимые на защиту.

1. Мезозoopланктон побережья Марокко района Канарского апвеллинга представлен преимущественно двумя сообществами: неритическим с низкой структурной сложностью, биотопически приуроченным к апвеллинговым водам, и дальне-неритическим экотонного типа, развивающимся в водах Канарского течения.

2. Сезонные перестройки мезозoopланктона побережья Марокко, связанные с изменениями обилия и видовой структуры, не выражены. В межгодовом аспекте изменение режима атмосферной циркуляции и интенсификация апвеллинга, произошедшие в середине 1998 г., обусловили сдвиг режима функционирования экосистемы района Канарского апвеллинга и привели, с небольшой отсрочкой, к росту численности и биомассы мезозoopланктона и перестройкам биотопической, трофической и видовой структур его сообществ.

3. Ценотической границей между сообществами северного и южного происхождения, биотопически связанными, с одной стороны, с Северной атлантической центральной водной массой и ее модификациями, и, с другой, развивающимися в Южной атлантической центральной водной массе и ее модификациях, служит южная граница Сенегало-Мавританской фронтальной зоны.

4. В формировании высокопродуктивной зоны, расположенной летом у м. Кап-Блан в смешанных водах Сенегало-Мавританской фронтальной зоны, участвуют поверхностное неритическое и интерзональное сообщества северного происхождения, развивающиеся вдоль побережья Марокко. Механизм формирования этой высокопродуктивной зоны не связан с апвеллингом, а обусловлен действием фронтальной зоны и протекающими в ней процессами, обогащающими биогенными элементами фронтальные воды и способствующими удержанию и концентрированию планктона в благоприятном для развития биотопе.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 работ – 4 научных статьи, в том числе 3 в рецензируемых журналах, входящих в число рекомендованных ВАК, и 6 публикаций в материалах международных и всероссийских конференций.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 144 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, включающего 192 источника, в том числе, 70 на иностранном языке, и приложения. Работа иллюстрирована 52 рисунками и 24 таблицами. Приложение состоит из 28 рисунков и 11 таблиц.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. Е.Н. Науменко за неоценимую помощь в работе над диссертацией. Признателен с.н.с. С.К. Кудерскому, к.б.н. Е.И. Кукуеву и с.н.с. Ч.М. Нигматуллину за продуктивное обсуждение основных проблем и результатов исследований; к.б.н. В.Н. Андронову за ценные советы и помощь в идентификации веслоногих ракообразных; д.б.н. Р.Н. Буруковскому и с.н.с. Н.В. Красовской за внимательное прочтение рукописи и критические замечания.

Работа выполнена в лаборатории гидробиологии ФГУП «АтлантНИРО». Автор искренне признателен заведующему лабораторией к.б.н. С.В. Александрову и старшим научным сотрудникам лаборатории А.А. Гусеву, О.А. Дмитриевой и А.С. Семеновой за постоянное внимание, помощь и дружеское участие. Особую признательность и безмерную благодарность хочется выразить инж. Т.Г. Корольковой и н.с. О.Г. Грабко за неоценимую техническую помощь и дружескую поддержку, а также бывшим сотрудникам лаборатории – с.н.с. Н.Н. Жигаловой и инж. Л.И. Пужаковой, которые не только передали свой многолетний опыт, но и предоставили для анализа данные результатов обработки ранее собранных материалов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ОКЕАНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА

В главе представлен обзор литературы, в котором рассматриваются краткая история исследования района Канарского апвеллинга, особенности рельефа дна, атмосферная циркуляция и ее сезонная изменчивость, гидрологические и гидрохимические условия, их сезонная и межгодовая динамика, а также представлена общая характеристика основных биотических компонентов. Основными источниками вод в нем служат относительно более соленая, холодная, но менее насыщенная биогенами Северная атлантическая (САЦВ) и, в меньшей степени, Южная атлантическая (ЮАЦВ) центральные водные массы и их поверхностные модификации (Чернышков и др., 2005). Движение этих водных масс осуществляется в крупномасштабных субтропических антициклонических системах Северной и Южной Атлантики, важными звеньями которых являются Канарское и Межпасатное течения. В районе м. Кап-Блан северная ветвь Межпасатного противотечения вклинивается в Канарское течение и в результате развивается фронтальный раздел – Сенегало-Мавританский фронт (СМФ). Прибрежный апвеллинг и СМФ – важнейшие океанографические явления, обеспечивающие обогащение эуфотического слоя биогенными элементами и, в целом, обуславливающие гидрологические и экологические особенности всего района (Сирота, 2003). Благодаря этим явлениям экосистема района Канарского апвеллинга становится высокопродуктивной, ее воды соответствуют эвтрофному и гипертрофному типам, в которых величина первичной продукции превышает $1 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{сут}$, концентрация хлорофилла – 1 г/м^2 (Александров, 2007), численность и биомасса фитопланктона – 100 млн. кл./м³ и 400 мг/м³ (Семенова, Кудерский, 2002). Биомасса и численность мезозопланктона достигают 800 мг/м³ и 36 тыс. экз./м³ (Жигалова, 2002), а короткая пищевая цепь формирует высокий уровень продукции на верхних трофических уровнях и высокую биомассу пелагических видов рыб, которая, по современным оценкам, составляет 9 млн т (Малинин и др., 2002). В результате вся экосистема приобретает важнейшее промысловое значение: величина международного промыслового изъятия на ее акватории достигает 2,5 млн т в год (Доманевский, 1998).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследования послужили пробы мезозопланктона, собранные вдоль побережья северо-западной Африки в 200-мильных исключительных экономических зонах (ИЭЗ) Марокко и Мавритании в научно-исследовательских рейсах на судах ФГУП «АтлантНИРО» (г. Калининград), проведенных в 1994-2007 гг. в рамках российского плана ресурсных исследований и мониторинга водных биоресурсов Мирового океана и межправительственных соглашений Российской Федерации с Королевством Марокко и Исламской Республикой Мавритания.

Сборы проводили, как правило, дважды в год: до 1999 г. – летом, в период теплого гидрологического сезона (июнь-октябрь), и зимой, в период холодного гидрологического сезона (январь-апрель), а начиная с 2003 г. – летом и осенью. Всего использованы результаты обработки 1144 проб, собранных в девяти летних, пяти зимних и пяти осенних съемках.

Основной полигон исследований находился в ИЭЗ Марокко и был приурочен к району активного промысла (рис. 1). Станции располагались над глубинами 20-1000 м на параллельных широтно-ориентированных разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На каждом разрезе выполнялось от 2 до 4 станций так, чтобы обеспечить максимальный охват полигона съемки.

Пробы собраны в светлое время суток в поверхностном слое 0-100 м (0-дно) планктоносорборщиком «БОНГО-20» с площадью раскрытия $0,03 \text{ м}^2$ и фильтрующим ситом из капронового газа с ячейей 168 мкм путем ступенчато-косого траления на стандартных горизонтах в соответствии с методическим руководством (Носков и др., 1983).

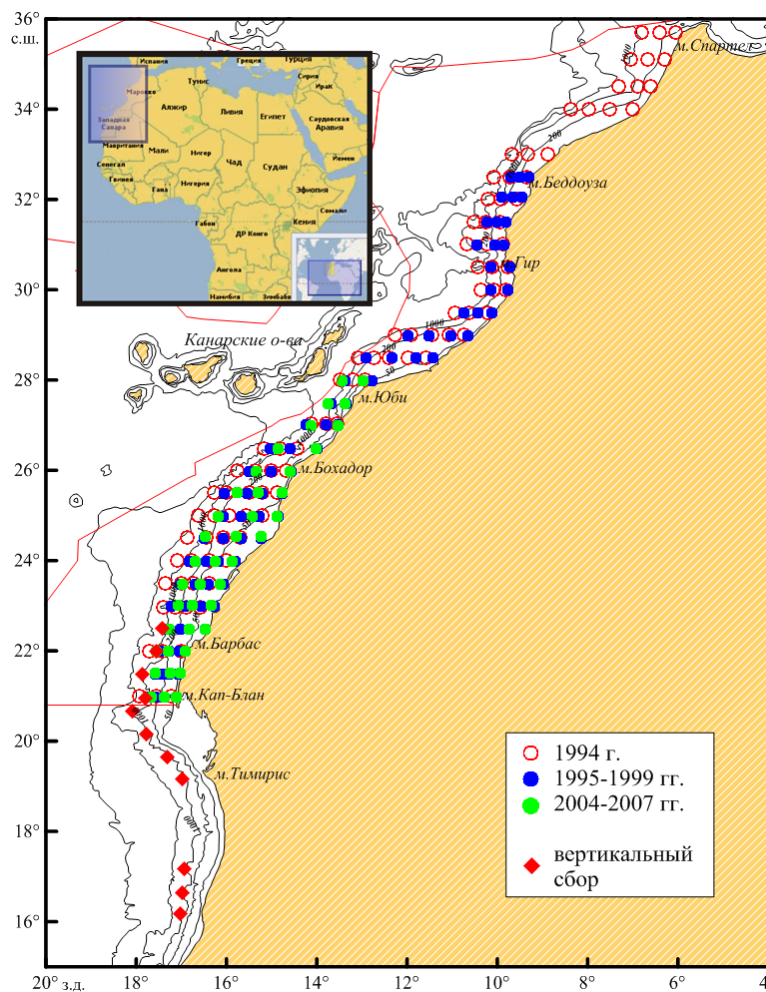


Рис. 1. Типовая схема расположения гидробиологических станций вдоль побережья Марокко и Мавритании

Летом 2004 г. в светлое время суток проведен вертикальный сбор 55 проб мезозoopланктона большой сетью Джели с площадью раскрытия $0,1 \text{ м}^2$ и фильтрующим конусом из капронового газа с ячеи 168 мкм путем облова слоев 0-25, 25-50, 50-100, 100-200 и 200-500 м (Яшнов, Усачев, 1939; Современные методы..., 1983). Станции вертикального сбора располагались в океанической части над глубинами около 1000 м между $22^{\circ}30'$ и $16^{\circ}00'$ с.ш. вдоль побережья Марокко и Мавритании и были приурочены к зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений (рис. 1).

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике (Каредин, 1982). При камеральной обработке основное внимание уделяли веслоногим (Copepoda) и ветвистоусым (Cladocera) ракообразным, которых, по-возможности, идентифицировали до вида. Синонимию верифицировали по ITIS (www.itis.gov). Расчет численности и сырой биомассы отдельных таксонов (в экз./ м^3 и $\text{мг}/\text{м}^3$) на каждой станции в слое сбора выполнен в FoxPro 6.0 с использованием программы, разработанной в ФГУП «АтлантНИРО» (Лидванов и др., 2005).

В трофической структуре выделены три основные группы мезозoopланктона – фильтраторы (тонкие и грубые), организмы со смешанным типом питания и хвататели (мелкие и крупные) – в соответствии с классификациями (Арашкевич, 1969; Самышев, 1971; Пастернак, 2009). Биотопическая структура мезозoopланктона оценена по распределению трех экологических групп веслоногих ракообразных – неритической, неритическо-океанической и океанической. Принадлежность каждого вида к той или иной группе определена на основе классификации Ф. Вива (Vives, 1982). По батиметрической приуроченности Copepoda разделены на поверхностные, интерзональные и батипелагические (Виноградов, 1968; Vives, 1982). Типизация ареалов видов Copepoda выполнена путем со-

поставления карт-схем их географического распределения (Razouls, 2005-2012) с типами ареалов (Беклемишев, 1969; Несис 1982).

Для оценки значимости отдельных видов и таксонов более высокого ранга в фауне мезопланктона применен показатель частоты встречаемости как отношение количества станций, на которых отмечен таксон, к общему количеству станций. При характеристике частоты встречаемости принята следующая шкала: константные таксоны – частота встречаемости более 50%, второстепенные – 25-50%, случайные – менее 25% (Баканов, 2005).

Статистический анализ проведен общепринятыми методами в пакетах программ Microsoft Office Excel (Яковлев, 2005) и PRIMER 6 (Clarke, Warwick, 2001). Сообщества мезозоопланктона выделены методом непараметрического многомерного шкалирования и кластерного анализа стандартизированных и трансформированных (взятием корня квадратного) данных численности таксонов по коэффициенту сходства Брея-Кертиса. Рассчитаны средние величины и ошибки средних (\bar{m}), индексы разнообразия Шеннона (H' , \log_2) и выравненности Пиелу (J') по данным численности таксонов, достоверность различий видовой структуры сообществ (ANOSIM-анализ, PRIMER[®]6), показатели сходства видовой структуры в пределах сообщества и показатели различия между сообществами (SIMPER-анализ, PRIMER[®]6).

Глава 3. СОСТАВ И СТРУКТУРА ФАУНЫ МЕЗОПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО

3.1. Фаунистический состав мезозоопланктона

В пелагиали побережья Марокко идентифицированы меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к 23 крупным таксонам. Среди Cladocera выявлено 7 видов. Среди Copepoda идентифицировано 184 вида, а также представители 8 родов, которых не удалось определить до вида.

Фаунистический список Copepoda составил около 20% от списка К. Разуля (Razouls et al., 2005-2012), и около 40% от списка Ф. Вива (Vives, 1982). Различия наших результатов и литературных данных обусловлены меньшей площадью исследованной нами акватории, ограниченной, кроме того, только эпипелагиалью. Поэтому подавляющее большинство видов, отсутствующих в нашем, но присутствующих в фаунистическом списке Ф. Вива, – океанические интерзональные или батипелагические. Среди поверхностных видов, указанных Ф. Вивом, нами не обнаружено только шесть видов. Четыре из них (*Calocalanus equalicauda*, *Centropages caribbeanensis*, *Acartia discaudata*, *Corycaeus crassiusculus*) редки в районе исследований (Razouls et al., 2005-2012). Оставшиеся два вида – неритические аркто-бореальные *Temora longicornis* и *Acartia longiremis* – нами не обнаружены.

Однако в списках Ф. Вива и К. Разуля отсутствуют *Euchaeta paraconcinna* Fleminger, 1957 и *Paracalanus tropicus* Andronov, 1977. Оба вида типичны для вод Южного субтропического круговорота (Razouls et al., 2005-2012), а *P. tropicus*, судя по нашим данным, – еще и для побережья Марокко, где частота его встречаемости в отдельные годы достигала 25%. С учетом распределения *P. tropicus* в Южной Атлантике, его ареал можно рассматривать как широкотропический, а слабую изученность объяснить недостаточной разработанностью систематики рода *Paracalanus*.

Другая существенная проблема, связанная с видами р. *Paracalanus*, обусловлена неверной идентификацией валидного вида *Paracalanus indicus* Wolfenden, 1905 (Bowman, 1971; Андронов, 1977), которого часто принимают за *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) (Thiriot, 1978; Somoue et al., 2005). Мы считаем, вслед за Л.Н. Грузовым (Грузов и др., 1996), что именно *P. indicus*, а не *P. parvus*, является константным неритическим широко-тропическим структурообразующим видом, характерным и для некоторых других прибрежных апвеллинговых экосистем (Hidalgo et al., 2010).

3.2. Биотопическая и батиметрическая структуры фауны веслоногих ракообразных

Основу фаунистического списка *Soropoda* формировали океанические виды, среди которых поверхностные и интерзональные представлены в равном соотношении (табл. 1). Число неритическо-океанических видов на порядок меньше океанических, и они представлены преимущественно видами, обитающими в поверхностном слое. Наименьшее число видов отмечено у неритических представителей.

Таблица 1. Биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая структуры фауны *Soropoda* побережья Марокко

Биотопическая структура		Батиметрическая структура		Зоогеографическая структура	
Тип биотопической приуроченности	Кол-во видов	Тип батиметрической приуроченности	Кол-во видов	Тип видового ареала	Кол-во видов
Неритический	8,1% (15 видов)	Поверхностный	8,1% (15 видов)	Широкотропический	4,3%
				Тропический	2,2%
				восточно-атлантический	1,1%
				Мавритано-лузитанский	0,5%
				Сомнительный	0,5%
Неритическо-океанический	14,7% (27 видов)	Поверхностный	12,5% (23 вида)	Широкотропический	8,7%
				Североцентральный	1,2%
		Интерзональный	2,2% (4 вида)	Южноцентральный	0,5%
				Аркто-бореальный	0,5%
				Космополитический	1,6%
				Широкотропический	1,2%
				Североцентральный	0,5%
				Южноцентральный	0,5%
Океанический	77,2% (142 вида)	Поверхностный	38,1% (70 видов)	Широкотропический	30,5%
				Североцентральный	4,4%
		Интерзональный	39,1% (72 вида)	Южноцентральный	0,5%
				Космополитический	1,1%
				Сомнительный	1,6%
				Широкотропический	32,6%
				Североцентральный	1,6%
				Южноцентральный	0,5%
				Аркто-бореальный	0,5%
				Космополитический	3,9%

Батиметрическая структура фауны *Soropoda* свидетельствует не столько о доминировании поверхностных, сколько о важной роли интерзональных видов (табл. 1). В частности, в дневное время суток в эпипелагиали нами были отмечены ниже-интерзональные виды родов *Metridinidae*, *Rhincalanidae*, *Eucalanidae*, а также *Oncaea conifera*. Факты их присутствия ранее неоднократно установлены в эпипелагиали высокопродуктивных зон Сенегало-Мавританского фронта и периферии апвеллинговых вод (Гордеева, Шмелева, 1971; Грузов и др., 1996). Вероятно, эти факты обусловлены благоприятными динамическими условиями для задержки в поверхностных слоях ниже-интерзональных видов, попадающих сюда в процессе активного ночного подъема (Лидванов и др., 2010). Более того, возможно изменение их суточной ритмики поведения, когда они значительно уменьшают амплитуду миграций для сохранения своей локализации в зоне высокого обилия пищи (Rollwagen Bollens, Landry, 2000).

3.3. Типы ареалов и зоогеографическая структура фауны веслоногих ракообразных

Типизация ареалов океанических и неритическо-океанических видов позволила выделить 5 основных групп Copepoda: аркто-бореальные виды, широкотропические, тропические североцентральные, тропические южноцентральные и виды-космополиты. Среди неритических выделены широкотропические, восточно-атлантические и мавритано-лузитанские виды. Кроме этого выделена группа видов, имеющих сомнительный ареал. Они настолько мало изучены, что пока еще нельзя судить о типе их зоогеографического распределения.

Океаническая и неритическо-океаническая фауна копепод была представлена преимущественно широкотропическими видами (80%), значительно меньше североцентральными видами (8%) и видов-космополитов (7%) и только четыре вида имели южноцентральный ареал, два – аркто-бореальный ареал, а три вида (*Calocalanus elegans*, *Calocalanus plumatus* и *Calocalanus neptunus*) – сомнительный ареал. Более 40% широкотропических видов расширили свой ареал за счет выноса в высокие широты.

Неритическая фауна копепод также была сформирована преимущественно широкотропическими видами; только 25% неритических видов имели тропический восточно-атлантический ареал, около 10% – мавритано-лузитанский ареал; вид *Acartia margalefi* имел сомнительный ареал.

Основа фауны Copepoda вод побережья Марокко сформирована видами с разными типами тропического ареала, что соответствует локализации района исследований в пределах субтропической географической зоны (Беклемишев, 1969). Преобладание среди них широкотропических видов также характерно для этой зоны (Беклемишев, 1969; Несис, 1982) и присуще не только фауне веслоногих ракообразных, но и другим обитающим здесь эпи- и мезопелагическим животным: сальпам (Кашкина, 1974), щетинкочелюстным (Pierrot-Bults, 1976), эуфаузидам, кальмарам (Несис, 1982), а также макропланктонной ихтиофауне (Кукуев, Трунов, 2005).

Количество тропических североцентральными видами относительно небольшое (табл. 1), но среди них *Calanus helgolandicus* обычно играет существенную роль не только в фауне района, являясь константным видом, но и в структуре планктонного сообщества (Postel et al., 1995; Лидванов и др., 2010).

Тропические южноцентральные виды менее значимы в фауне побережья Марокко (табл. 1). Из них *Undinula vulgaris*, указанная в других фаунистических списках (Vives, 1982; Razouls et al., 2005-2012), и особенно *Euchaeta paraconcinna*, не указанная в этих списках, были встречены единично на юге области у м. Кап-Блан. Очевидно, они нетипичны для исследованного района и проникали сюда со смешанными водами СМФ. В отличие от них, *Temora turbinata*, хотя и является, как правило, случайным видом, играет важную роль в структуре сообществ, дифференцирующихся в районе м. Кап-Блан (Глушко, Лидванов, 2012). Южноцентральный *Calanoides carinatus* – типичный для вод побережья Марокко константный вид, играющий заметную роль в структуре мезозоопланктона (Грузов и др., 1996; Hernández-León et al., 2007). Вероятно, у побережья Марокко формируется его зависимая нестерильная популяция, распространению которой на север способствует Канарское подповерхностное течение (Postel et al., 1995).

Аркто-бореальные виды еще менее значимы в зоогеографической структуре фауны района. Только *Calanus finmarchicus* и *Centropages typicus* единично встречались на севере акватории и, вероятно, проникали из бореальной области с водами Канарского течения.

В аспекте зоогеографического районирования, судя по полученным результатам, структура фауны веслоногих ракообразных отвечала положению марокканского побережья в пределах Канарского переходного района, в котором пелагическая фауна представлена разными биотопическими группами (Беклемишев, 1969). С другой стороны, зоогеографическая структура океанической группировки, в которой доминировали виды с широкотропическими ареалами, а также присутствовали североцентральные и, в меньшей

степени, южноцентральные и аркто-бореальные виды, соответствовала положению побережья Марокко в пределах центральной провинции тропической области (Беклемишев, 1969). Кроме того, особенности зоогеографической структуры неритической группировки, в которой присутствовали виды с мавритано-лузитанским типом распределения, придавали побережью Марокко зоогеографический статус Мавританской провинции (Несис, 1982).

3.4. Частота встречаемости таксонов мезозоопланктона

В пелагиали побережья Марокко среди представителей крупных константных таксонов (за исключением Copepoda и Cladocera) практически повсеместно были распространены щетинкочелюстные, меньшую частоту встречаемости имели личинки десятиногих раков и аппендикулярии. На 60% акватории встречались эуфаузииды, икринки и личинки рыб, на 50% – брюхоногие моллюски. Представители других восьми крупных второстепенных таксонов (Ostracoda, Polychaeta, Bivalvia, Doliolida, Siphonophorae, Amphipoda, Mysida, Cirripedia) отмечены на 30-40% акватории. Среди случайных таксонов сальпы отмечены на 15% акватории, равноногие ракообразные – на 7%, а головоногие, ланцетники, кумовые и ротонogie ракообразные встречались единично.

Среди Cladocera *Evadne spinifera* и *Podon intermedius* обнаружены на 40% акватории, а *Penilia avirostris* – на 25% акватории. Остальные виды (*Evadne nordmanni*, *Pleopsis polyphemoides*, *Pseudevadne tergestina*) встречались реже, а *Podon leuckartii* отмечен единично. Из 184 видов Copepoda только 12 – константные, распространявшиеся более чем на половине исследованной акватории и формировавшие ее фаунистический фон (табл. 2).

Таблица 2. Частота встречаемости константных и второстепенных видов Copepoda, обнаруженных в водах побережья Марокко, их биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая характеристики. Условные обозначения: Н. – неритический, Н-О. – неритическо-океанический, О. – океанический, П. – поверхностный, Инт. – интерзональный, ШТ. – широкотропический, СЦ. – североцентральный, ЮЦ. – южноцентральный виды; высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.), нотальная зона (н.з.).

Группа	Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Частота встречаемости, % ± m
		биотопическая	батиметрическая		
Константные	<i>Paracalanus indicus</i>	Н.	П.	ШТ.	93,5±1,4
	<i>Oncaea curta</i>	Н.	П.	ШТ.	88,8±2,5
	<i>Acartia clausi</i>	Н.	П.	ШТ.	87,0±1,1
	<i>Centropages chierchiae</i>	Н-О.	П.	ШТ.	85,8±1,9
	<i>Temora stylifera</i>	Н.	П.	ШТ.	78,9±2,1
	<i>Calanus helgolandicus</i>	Н-О.	Инт.	СЦ.	74,9±4,0
	<i>Oithona plumifera</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	63,9±4,0
	<i>Oithona brevicornis</i>	Н-О.	П.	СЦ.	62,9±2,1
	<i>Oncaea media</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	60,4±2,2
	<i>Euterpina acutifrons</i>	Н.	П.	ШТ.	57,8±3,6
	<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	53,2±4,0
	<i>Clausocalanus jobei</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	50,8±3,2
	Второстепенные	<i>Nannocalanus minor</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.
<i>Oithona nana</i>		Н.	П.	ШТ.	49,1±4,3
<i>Stenocalanus vanus</i>		Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	47,7±3,3
<i>Oncaea mediterranea</i>		О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	41,9±1,3
<i>Farranula rostrata</i>		Н-О.	П.	ШТ.	38,9±3,2
<i>Mecynocera clausi</i>		О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	36,8±2,9
<i>Calocalanus contractus</i>		О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	35,7±4,0
<i>Corycaeus latus</i>		О.	П.	ШТ.	32,2±2,0
<i>Clausocalanus furcatus</i>		Н-О.	П.	ШТ.	31,3±4,4
<i>Acartia danae</i>		О.	П.	ШТ.	30,1±2,8
<i>Calocalanus styliremis</i>		Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	30,1±3,2
<i>Clausocalanus paululus</i>		О.	П.	ШТ.	27,1±3,4
<i>Lucicutia flavicornis</i>		О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	26,3±2,6
<i>Corycaeus giesbrechti</i>		Н.	П.	ШТ.	25,0±1,6

Основу группы константных таксонов создавали поверхностные неритические широкоэкваториальные виды веслоногих ракообразных.

В состав группы второстепенных таксонов вошло 14 видов веслоногих, два из которых – неритические, а остальные – поверхностные широкоэкваториальные океанические или неритическо-океанические, и только *Lucicutia flavicornis* – интерзональный вид.

В группу случайных таксонов вошло 158 видов *Soropoda*. Это преимущественно океанические (83%), поверхностные (54%), широкоэкваториальные (74%) виды.

Результаты оценки частоты встречаемости таксонов мезозoopлankтона побережья Марокко свидетельствуют, что состав константных, второстепенных и случайных таксонов, судя по результатам исследований, проведенных здесь ранее (Грузов и др., 1996), остался неизменным на протяжении, по крайней мере, пятнадцати лет. Более того, частота встречаемости наиболее изученных видов *Soropoda* вод побережья Марокко в значительной степени соответствует частоте их встречаемости в прибрежных районах всего Североатлантического субэкваториального круговорота (Хромов, 1973). Все это указывает на высокую пространственно-временную устойчивость распределения фауны в районе исследований.

Глава 4. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО

4.1. Ценотическая структура мезозoopлankтона

Результаты кластерного анализа и многомерного шкалирования показали, что на протяжении всего периода исследований стабильно выделялись два основных кластера мезозoopлankтона I и II и эпизодически один (III) или два (III и IV) небольших дополнительных кластера.

Каждый из них представлял собой относительно однородный фаунистический комплекс, имел определенное количественное соотношение видов, а также был приурочен к определенному биотопу. Все это соответствует критериям, предъявляемым к экологическому сообществу: однородный комплекс видов, населяющий определенный биотоп и характеризующийся относительной устойчивостью структуры и количественных соотношений между отдельными его членами (Беклемишев, 1928; Воробьев, 1949; Несис, 1985). Следовательно, полученные кластеры имеют экологический статус обособленных сообществ.

4.2. Пространственное распределение и биотопическая приуроченность сообществ мезозoopлankтона

Основные сообщества мезозoopлankтона. Сообщество I обычно распределялось над шельфом и материковым склоном (рис. 2). Южнее м. Бохадор (26° с.ш.), где шельф становится шире и обычно наблюдается сильное отклонение Канарского течения на запад, оно, как правило, распространялось мористее далеко за пределы шельфа. Сообщество II обычно распространялось в океанической части и над материковым склоном. Южнее м. Бохадор его, как правило, вытесняло сообщество I (рис. 2).

Независимо от сезона и интенсивности апвеллинга сообщество I биотопически было приурочено к более холодной и менее соленой прибрежной апвеллинговой воде, а сообщество II – к океаническим водам Канарского течения (рис. 3). Граница между сообществами в значительной степени совпадала с пространственным распределением изотермы, отделявшей апвеллинговые воды от вод Канарского течения.

Осенне-зимние сообщества мезозoopлankтона у м. Кап-Блан. Сообщества III и IV спорадически дифференцировались на юге побережья в осенне-зимний период между м. Кап-Блан и м. Барбас (рис. 2). Зимой и осенью они обособлялись не только в области Марокко, а занимали всю акваторию около м. Кап-Блан (20-22° с.ш.) (Глушко, Лидванов, 2012). Вероятно, эти сообщества формировались под влиянием смешанных вод фронтальной зоны, разделяющей *САЦВ* и *ЮАЦВ*, которая располагается в осенне-зимний период на глубинах ниже 40 м.

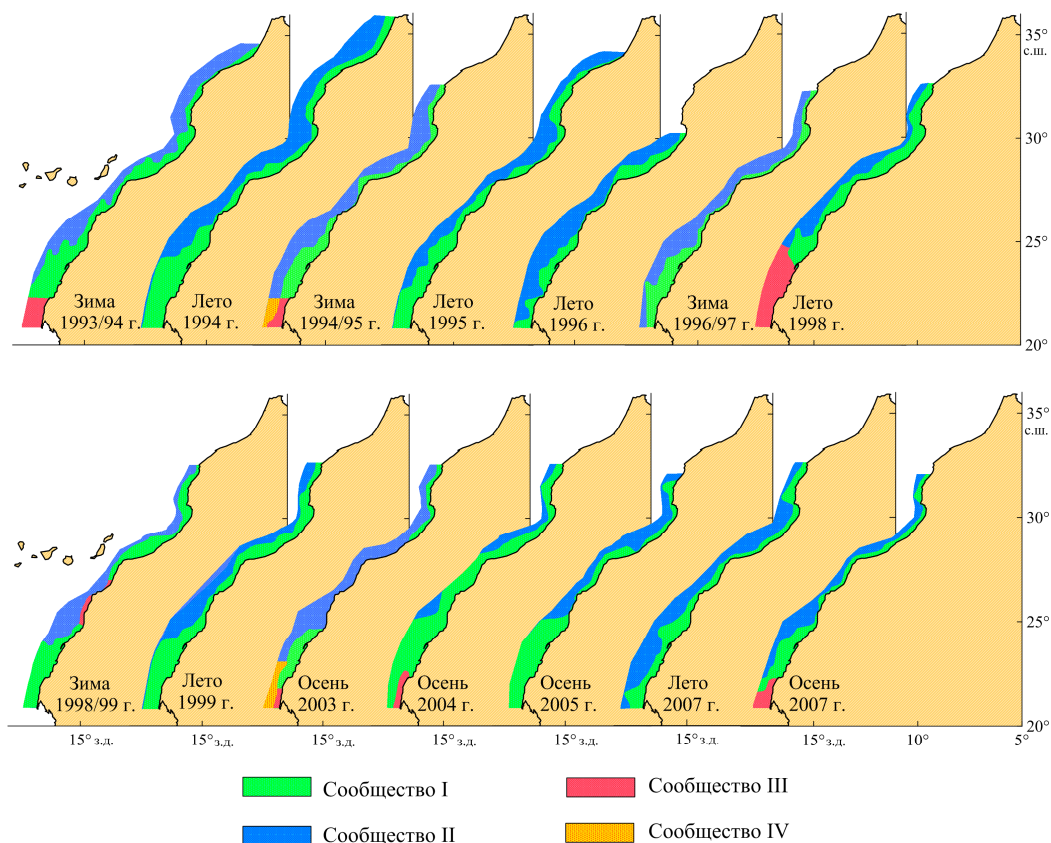


Рис. 2. Примеры пространственного распределения сообществ мезозoopланктона вдоль побережья Марокко

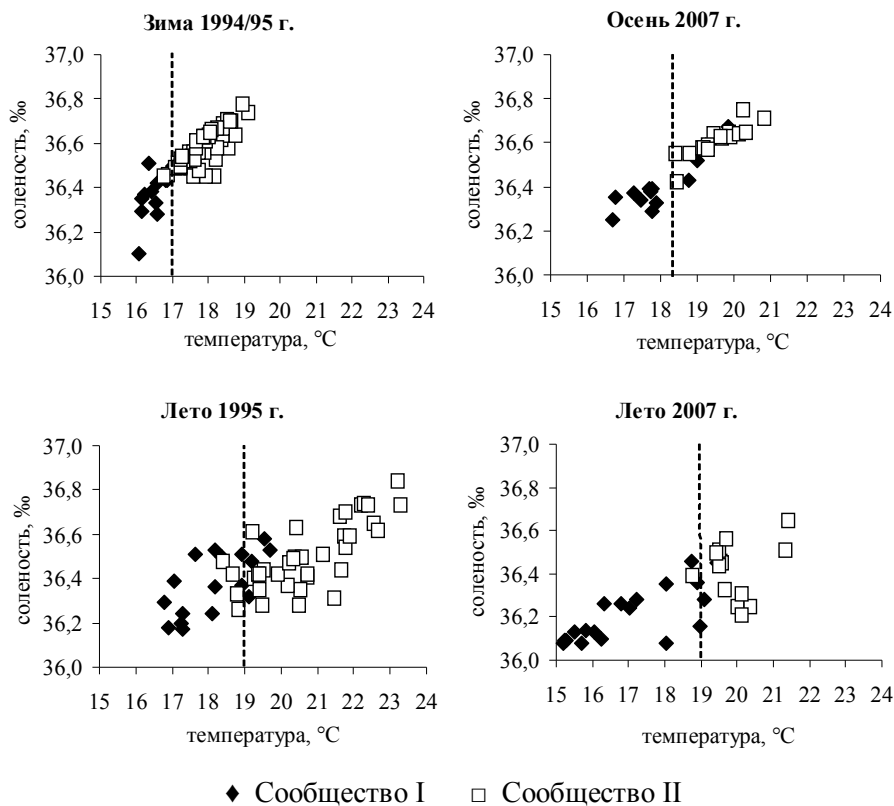


Рис. 3. Распределение основных сообществ мезозoopланктона в поле температура – солёность в поверхностном слое океана вдоль побережья Марокко севернее 26°с.ш. Условные обозначения: черная пунктирная линия – термическая граница между апвеллинговыми водами и водами Канарского течения

Атипичные сообщества мезозoopланктона. В картину типичного пространственного распределения сообществ не укладывалось распределение зоопланктона летом 1998 г. и зимой 1998/99 г. (рис. 2). Летом 1998 г. сообщества I и II распространялись с севера до 24° с.ш., а южнее замещались атипичным сообществом III, которое развивалось и в шельфовой, и в океанической зонах. Анализ гидрологических данных показал, что в период исследований активность апвеллинга была высокая. Канарское течение было интенсифицировано. На акватории между 21 и 24° с.ш. преобладала адвекция на шельф и последующее опускание океанических вод с низким содержанием биогенов. Около 24° с.ш. развивалась широкая зона конвергенции между смежными циркуляционными ячейками, в которой также происходил даунвеллинг, и формировался локальный поперечный блокирующий динамический фронт. Очевидно, что именно эти специфические динамические условия на акватории 21-24° с.ш. препятствовали распространению на юг неритического сообщества I и сообщества II вод Канарского течения и приводили к формированию атипичного сообщества III.

Зимой 1998/99 г. на шельфе между 25-27° с.ш. развивалось другое атипичное сообщество III, разрывавшее неритическое сообщество I (рис. 2). Биотопически оно приурочено к водам очень интенсивного локального апвеллинга, где значение термического индекса апвеллинга было в 2 раза выше среднегодовалого зимнего индекса апвеллинга в зоне Марокко. Очевидно, что и в этом случае причинами формирования атипичного сообщества послужили абиотические условия, характерные для «свежих» вод высокоинтенсивного апвеллинга.

Результаты анализа пространственно-биотопического распределения выделенных сообществ позволяют заключить, что структурирование и дифференцировка зоопланктона определялась структурой и динамикой вод в районе исследований. Это еще раз подтверждает представление о том, что биотоп действует как матрица, на которой формируются планктонные сообщества (Моисеев, 1986; Dean, Connel, 1987). Более того, относительно устойчивая структура и динамика вод обеспечивала устойчивую дифференцировку мезозoopланктона, по крайней мере, на два основных сообщества.

4.3. Численность, биомасса и структура сообществ мезозoopланктона

Основное неритическое сообщество I характеризовалось высокой численностью и биомассой (12400 ± 2700 экз./м³ и 530 ± 140 мг/м³). В его биотопической структуре доминировала неритическая экологическая группировка, в трофической структуре – тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели (рис. 4), а в видовой структуре отмечалось кодоминирование трех неритических широкотропических константных по частоте встречаемости видов *Paracalanus indicus*, *Acartia clausi* и *Oncaea curta*. Индексы видового разнообразия и выравненности были сравнительно низкими ($2,94 \pm 0,09$ бит/экз. и $0,61 \pm 0,02$). С позиции системной организации (Алимов, 1989, 2000; Протасов, 2002; Бурковский, 2006) это сообщество можно определить как олигомиксное с низкой структурной сложностью и высоким доминированием эврибионтных видов, адаптированное и эффективно функционирующее в нестабильных условиях изменчивой апвеллинговой циркуляции с легкодоступными источниками энергии и высокой первичной продукцией.

Основное сообщество II вод Канарского течения отличалось относительно низкой численностью и биомассой (2900 ± 740 экз./м³ и 240 ± 100 мг/м³), а также более изменчивыми биотопической, трофической и видовой структурами (рис. 4). Обычно в его биотопической структуре преобладала неритическо-океаническая экологическая группировка и отмечалась более высокая относительная численность океанических видов. В трофической структуре доминировали тонкие фильтраторы и мелкие хвататели, а роль грубых фильтраторов была более значима, чем в неритическом сообществе. Сообщество имело высокие значения индексов видового разнообразия ($4,00 \pm 0,06$ бит/экз.) и выравненности ($0,73 \pm 0,02$). В его видовой структуре состав видов-доминантов и субдоминантов был менее стабилен. В число структурообразующих видов входили океанические и неритическо-

океанические представители рода *Clausocalanus*, неритическо-океанический вид *Oithona plumifera*, океанический вид *Acartia danae*, а также неритическо-океанические *Centropages chierchiae* и *Oncaea media*. Кроме них кодоминанты неритического сообщества (*P. indicus*, *A. clausi* и *O. curta*) также часто выступали в роли структурообразующих видов. Помимо Copepoda важную роль в структуре сообщества играли аппендикулярии, сальпы и ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris*.

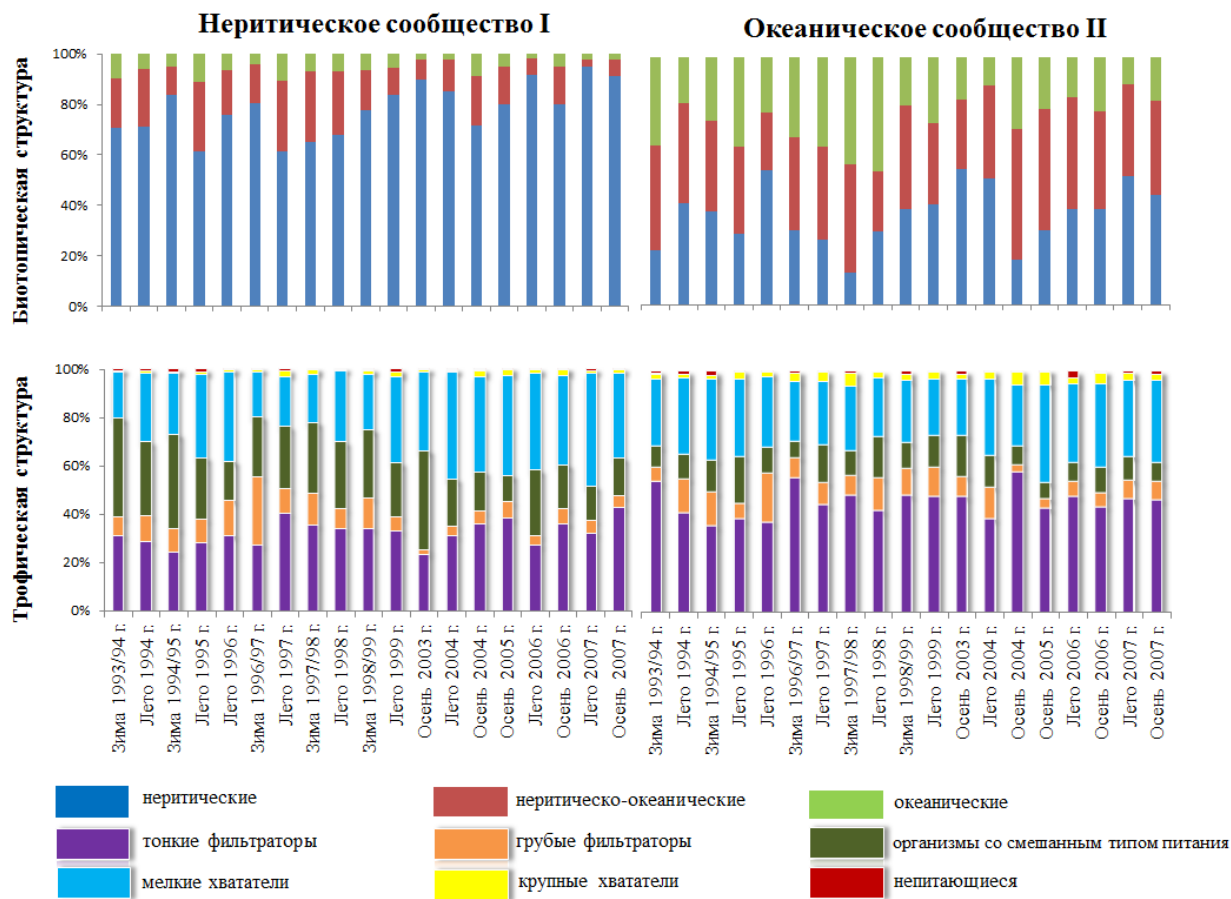


Рис. 4. Биотопическая и трофическая структуры основных сообществ мезозoopланктона побережья Марокко

С симморфологической точки зрения сообщество II может быть отнесено к дальне-неритическому типу сообществ, формирующихся между первичным океаническим сообществом зоны халистазы и пребрежным неритическим сообществом (Беклемишев, 1969). Оно находится под мощным модифицирующим влиянием прибрежной фауны и обладает свойствами сообществ экотонного типа: имеет высокое видовое разнообразие, специфические краевые виды (по-видимому, *Calanus helgolandicus*, *Calanoides carinatus* и другие, еще не изученные в этом аспекте виды), а также изменчивую структуру, определяемую степенью воздействия неритической фуны. С точки зрения системной организации его можно охарактеризовать как полимиксное сообщество с относительно высокой структурной сложностью и оптимальным соотношением стено- и эврибионтных видов, адаптированное и эффективно функционирующее в условиях ограниченности источников энергии и относительно низкой первичной продукции.

Осенне-зимние сообщества мезозoopланктона у м. Кап-Блан (рис. 2) имели численность и биомассу, сопоставимую с таковыми смежных основных сообществ. Их структура была изменчива и своеобразна, но, как правило, в их биотопической структуре преобладали неритические виды, в трофической – тонкие фильтраторы. Видовая структура сообществ, развивающихся зимой, сближала их с основным дальне-неритическим, а раз-

вивающихся осенью – с основным неритическим сообществом; но отличалась от них обязательным и исключительным присутствием южноцентрального вида *Temora turbinata*. Вероятно, эти сообщества представляют собой сообщества экотонного типа, образующиеся на границе между сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании, с другой.

Атипичное сообщество мезозoopланктона летом 1998 г. (рис. 2) характеризовалось аномально низкими показателями обилия ($30\text{--}450$ экз./м³ и $5\text{--}70$ мг/м³). Оно было сформировано преимущественно неритическо-океаническими видами. Основу трофической структуры создавали организмы со смешанным типом питания; значительной была доля непитающихся форм из-за обилия икринок рыб. Основными чертами его структуры служили экстремально низкие индексы видового разнообразия и выравненности ($1,41$ бит/экз. и $0,54$), отражающие видовую обедненность и высокую степень доминирования только одного неритическо-океанического вида веслоногих ракообразных – *Centropages chierchiae*, а также высокую относительную численность икринок рыб вида *Sardinella aurita*, характерного для более теплых вод Мавритании. Субдоминантное положение в сообществе занимал южноцентральный вид *Calanoides carinatus*. Вероятно, экстремально низкая численность и биомасса, а также крайне упрощенная структура сообщества отражали состояние деградации мезозoopланктона, развивающегося в условиях резкого нарушения биотопа, обусловленного адвекцией и даунвеллингом олиготрофных океанических вод.

Атипичное сообщество мезозoopланктона зимой 1998/99 г., по сравнению со смежным основным неритическим сообществом, имело пониженные численность и биомассу (3950 ± 2060 экз./м³ и 100 ± 60 мг/м³), упрощенную биотопическую (92% неритических видов) и трофическую (73% мелких хватателей) структуры, обусловленные доминированием одного неритического вида *Oncaea curta* (относительная численность – 55%). Учитывая локализацию сообщества (рис. 2), можно предположить, что такая упрощенная структура отражала переход основного неритического сообщества на более раннюю стадию сукцессии под действием стрессорных условий в зоне высокоинтенсивного апвеллинга, который создавал мощное локальное поступление дополнительной внешней энергии и нарушал пространственную однородность основного неритического сообщества, усиливая его гетерогенность и способствуя дифференциации.

Глава 5. СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ СООБЩЕСТВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО

5.1. Динамика численности и биомассы основных сообществ мезозoopланктона

Среднегодовая численность неритического сообщества I вплоть до 1998 г. составляла 5700 ± 860 экз./м³ (рис. 5); причем летом численность была в среднем в 1,4 раза выше, чем зимой. Однако статистически значимых сезонных различий этого показателя не установлено ($F=2,11$; $p=0,19$). С 1999 по 2003 гг. произошло резкое увеличение численности и последующий статистически значимый переход ее среднегодовых колебаний на новый уровень значений около 19700 ± 4200 экз./м³ ($F=30,97$; $p=0,001$). В этот период средние значения осенью были в 1,3 раза выше летних, хотя статистически значимых сезонных отличий также не выявлено ($F=3,55$; $p=0,11$). В динамике биомассы этого сообщества, как и в динамике численности, прослеживался положительный тренд средних значений и скачки осенью 2003 и 2007 гг. (рис. 5).

В динамике численности и биомассы дальне-неритического сообщества II вод Канарского течения также отмечался положительный тренд средних значений, скачок показателей в период с 1999 по 2003 гг. и последующий статистически значимый переход колебаний от 1150 ± 190 экз./м³ и 90 ± 20 мг/м³ до 4900 ± 1200 экз./м³ и 400 ± 150 мг/м³ ($F=11,98$; $p=0,01$). Статистически значимых сезонных различий обилия этого сообщества также не обнаружено, хотя летом его численность была в 1,4 раза выше, чем зимой ($F=1,02$; $p=0,35$), а осенью в 1,7 раз выше, чем летом ($F=2,12$; $p=0,19$).

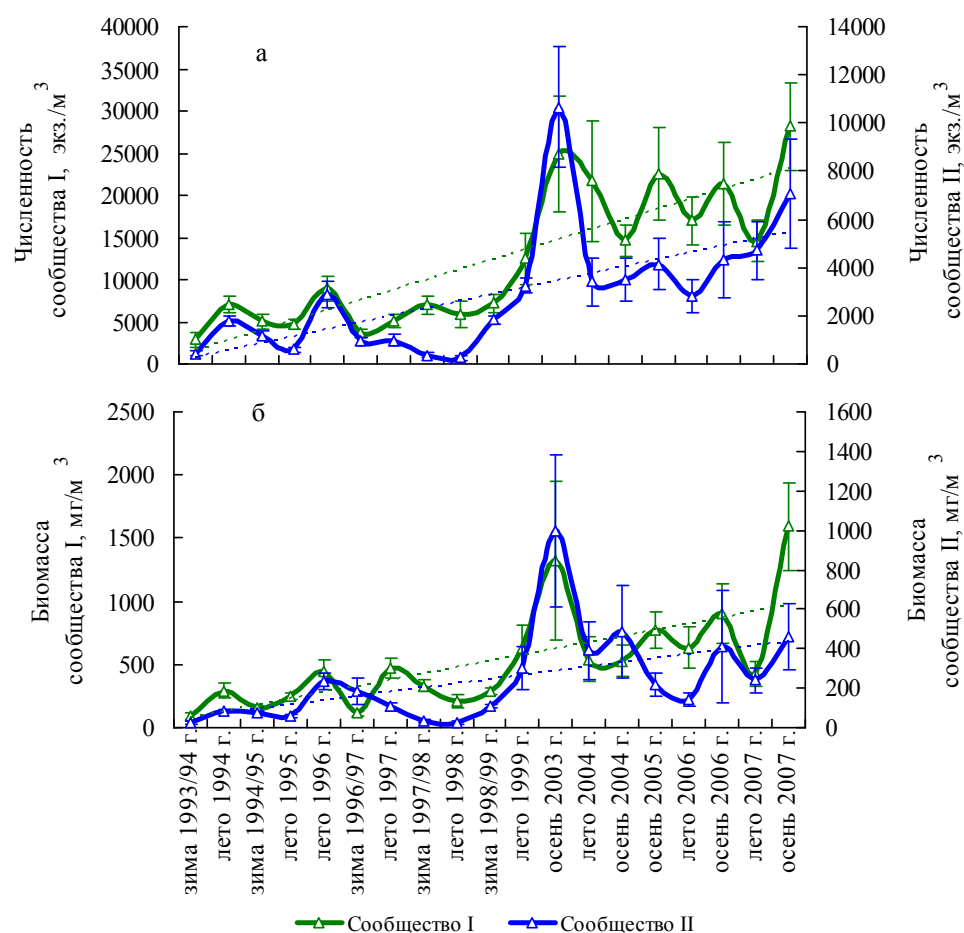


Рис. 5. Динамика численности (а) и биомассы (б) основных сообществ мезозoopланктона. Условные обозначения: вертикальные линии – стандартные ошибки средних; штриховая линия - линейный тренд

Ведущим фактором, определяющим интенсивность развития планктона в водах восточных пограничных экосистем Мирового океана, является активность апвеллинга, которая зависит от ветрового режима (Walsh et al., 1974; Семенова, 1976; Гейнрих, 1993). Сезонная изменчивость северо-восточного пассата и интенсивности апвеллинга объясняет тенденцию к более высоким количественным показателям мезозoopланктона летом 1994-1998 гг. по сравнению с зимой того же периода, но не объясняет тенденцию более высокой численности и биомассы мезозoopланктона осенью 1999-2007 гг. по сравнению с летом. Вероятно, последнее обусловлено смещением сезонного цикла (удлинением периода интенсивного апвеллинга) в связи с перестройками климатического режима, произошедшими в 1998 г.

Анализ межгодовой динамики интенсивности апвеллинга показал, что в начале 1980-х годов установилась теплая климатическая эпоха с пиком пониженной активности апвеллинга во второй половине 90-х гг. (Кудерский и др., 2000; Afri, 1984; Roy, Cury, 2003). Эта эпоха закончилась в середине 1998 г., когда у побережья Марокко произошла резкая смена режима апвеллинга, и наступил период похолодания и стабильно интенсифицированного подъема вод, продлившийся до конца представленных исследований. В соответствии с межгодовой изменчивостью интенсивности апвеллинга отмечалась и межгодовая динамика численности и биомассы мезозoopланктона. Низкие их значения регистрировались вплоть до 1998 г., когда установилась теплая климатическая эпоха с пониженной активностью апвеллинга. Последующее, как минимум трехкратное, возрастание обилия мезозoopланктона, очевидно, связано с наступлением периода похолодания и интенсификации апвеллинга.

5.2. Типы структур основных сообществ мезозoopланктона

Оценка сходства видовой структуры копепод основных неритических и дальне-неритических сообществ (рис. 6), развивавшихся в период с 1994 по 2007 гг., позволила сделать следующие заключения.

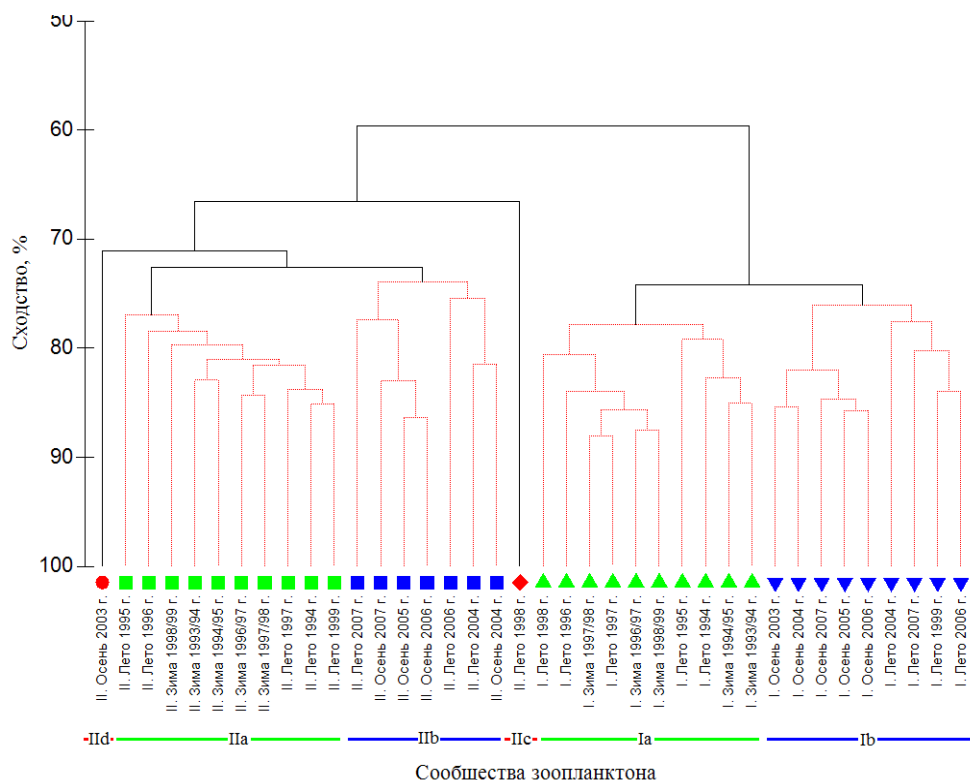


Рис. 6. Дендрограмма кластерного анализа стандартизованных и трансформированных данных относительной численности видов веслоногих ракообразных основных сообществ мезозoopланктона

1. Основные сообщества имели устойчивую видовую структуру на протяжении исследованного периода. Учитывая роль биотопа в структурировании и обособлении планктонных сообществ (Моисеев, 1986; Dean, Connell, 1987; Бурковский, 2006), ясно, что такая устойчивость связана с относительно устойчивой структурой и динамикой вод в районе.

2. Выраженные сезонные изменения видовой структуры (по данным ANOSIM-анализа) в обоих типах сообществ отсутствовали. Поэтому, учитывая статистически незначимую сезонную изменчивость их численности, очевидно, что внутригодовой изменчивости интенсивности апвеллинга как основного структурообразующего фактора в восточных пограничных экосистемах (Гейнрих, 1993) оказывается недостаточно для того, чтобы повлечь за собой существенные перестройки населения мезозoopланктона.

3. Неритическое сообщество, несмотря на устойчивость, существовало в двух состояниях, различавшихся по видовой структуре: в стабильном состоянии 1994-1998 гг. (кластер Ia) и в стабильном состоянии 1999-2007 гг. (кластер Ib).

4. Дальне-неритическое сообщество, несмотря на устойчивость, имело более изменчивую структуру и существовало в двух стабильных (кластер IIa 1994-1999 гг. и кластер IIb 2004-2007 гг.), а также в двух аномальных состояниях, характеризующихся низкой неритизацией летом 1998 г. (кластер IIc) и высокой неритизацией осенью 2003 г. (кластер IIд).

Изменения видовой структуры основных сообществ также обусловлены сменой климатического режима, произошедшего в 1998 г. Структурные перестройки населения мезозoopланктона, которые сопровождались изменением его обилия, происходили в ответ на изменение интенсивности апвеллинга, что можно рассматривать как последствия ре-

жимного сдвига в экосистеме района Канарского апвеллинга. В XX веке выявлено четыре главных режимных сдвига, произошедших практически синхронно во всем Мировом океане приблизительно в 1925, 1947, 1977 и 1989 гг. (Benson, Trites, 2002; Curry, Shannon, 2004). Высказано предположение, что последний главный режимный сдвиг произошел в 1998 г. (Kraberg et al., 2011), хотя исчерпывающие доказательства представлены только для севера Пацифики (Overland et al., 2008). Полученные нами результаты подтверждают это предположение, свидетельствуя, что рассматриваемое явление одновременно произошло и в крупнейшей экосистеме Атлантики – в экосистеме района Канарского апвеллинга, и поэтому представляет собой главный режимный сдвиг. В 1998 г. смена режима атмосферной циркуляции с ослабленной циклонической активностью на усиленную (Вялов, 2007) вызвало стабильную интенсификацию апвеллинга, зарегистрированную с середины этого же года (Кудерский, неопубликованные данные). Это привело к развитию аномалии мезозoopланктона летом 1998 г. и зимой 1998/99 г. Далее, под влиянием факторов, связанных с активизацией апвеллинга, неритическое сообщество, вероятно, в первой половине 1999 г. прошло точку бифуркации, когда произошел сдвиг его структуры, который ознаменовал переход в новое стабильное состояние, фиксируемое с лета 1999 г. Переход дальне-неритического сообщества вод Канарского течения в новое стабильное состояние запаздывал по сравнению с неритическим и произошел в 1999-2003 гг. Во всяком случае, в 1999 г. оно находилось еще в первом стабильном состоянии, а второе стабильное состояние, из-за перерыва в съемках и аномалии осени 2003 г., было зарегистрировано только летом 2004 г.

5.3. Динамика мезозoopланктона побережья Марокко

Типизация структур основных сообществ мезозoopланктона, которая выявила два стабильных состояния неритического и дальне-неритического сообществ, а также отдельные их аномалии, четко не определяемые другими методами анализа, позволила с учетом результатов, представленных в главе 4, описать с позиции целого динамику мезозoopланктона в районе Канарского апвеллинга у побережья Марокко.

1. Мезозoopланктонное население 1994-1997 гг. развивалось в условиях установившейся в начале 1980-х гг. теплой климатической эпохи с низкой интенсивностью апвеллинга. Большую часть исследованной акватории занимали основные неритическое и дальне-неритическое сообщества, находящиеся в первом стабильном состоянии (табл. 3, 4). Помимо них зимой 1993/94 и зимой 1994/95 гг. на юге у м. Кап-Блан развивались одно или два небольших сообщества (рис. 2).

Таблица 3. Показатели развития, индексы Шеннона и Пиелу, биотопическая и трофическая структуры основных сообществ мезозoopланктона в разных стабильных состояниях

Параметр	Неритическое сообщество		Дальне-неритическое сообщество	
	1994-1998 гг.	1999-2007 гг.	1994-1999 гг.	2004-2007 гг.
Численность $\pm m$, экз./м ³	5700 \pm 860	19700 \pm 4200	1150 \pm 190	4900 \pm 1200
Биомасса $\pm m$, мг/м ³	260 \pm 40	820 \pm 200	90 \pm 20	400 \pm 150
Индекс Шеннона $\pm m$, бит/экз.	3,07 \pm 0,11	2,79 \pm 0,11	3,99 \pm 0,12	4,01 \pm 0,12
Индекс выравненности $\pm m$	0,63 \pm 0,02	0,59 \pm 0,02	0,74 \pm 0,02	0,72 \pm 0,02
Относительная численность, %				
- неритических видов копепод	73,0	85,4	34,3	43,3
- неритическо-океанических видов копепод	19,7	10,7	35,5	41,4
- океанических видов копепод	7,3	3,9	30,2	15,3
- тонких фильтраторов	31,3	34,3	44,2	44,5
- грубых фильтраторов	12,4	5,1	11,5	7,8
-организмов со смешанным типом питания	29,0	18,1	12,4	9,1
- мелких хватателей	25,5	40,3	28,7	34,4
- крупных хватателей	1,2	1,7	2,4	3,2
- непитающихся	0,6	0,5	0,8	1,0

Таблица 4. Относительная численность (%) веслоногих ракообразных основных сообществ мезозoopланктона в разных стабильных состояниях

Неритическое сообщество			
1994-1998 гг.		1999-2007 гг.	
<i>Acartia clausi</i>	24,1	<i>Oncaea curta</i>	33,7
<i>Paracalanus indicus</i>	23,7	<i>Paracalanus indicus</i>	32,6
<i>Oncaea curta</i>	20,4	<i>Acartia clausi</i>	12,7
<i>Centropages chierchiae</i>	8,1	<i>Oithona nana</i>	7,2
Прочие	23,7	Прочие	13,7
Дальне-неритическое сообщество			
1994-1999 гг.		2004-2007 гг.	
<i>Clausocalanus spp.</i> (I-V копеподиты)	19,3	<i>Clausocalanus spp.</i> (I-V копеподиты)	21,6
<i>Paracalanus indicus</i>	11,9	<i>Oncaea curta</i>	20,2
<i>Oithona plumifera</i>	9,6	<i>Paracalanus indicus</i>	13,9
<i>Temora stylifera</i>	9,2	<i>Oncaea media</i>	10,4
<i>Oncaea curta</i>	8,5	<i>Oithona plumifera</i>	7,0
<i>Acartia clausi</i>	6,1	<i>Centropages chierchiae</i>	5,8
<i>Oncaea media</i>	6,0	<i>Temora stylifera</i>	5,0
Прочие	29,4	Прочие	16,1

2. Аномалия мезозoopланктонного населения летом 1998 г. Мезозoopланктон развивался в описанных выше аномальных гидрологических условиях, обусловленных резкой сменой климатического режима. В соответствии с ними неритическое сообщество имело аномальное пространственное распределение (рис. 2), распространяясь в апвеллинговых водах до 24° с.ш. Но оно все еще характеризовалось биотопической, трофической, видовой структурами и количественными показателями, характерными для первого стабильного состояния (табл. 3, 4). Дальне-неритическое сообщество также имело аномальное пространственное распределение, распространяясь до 24° с.ш. У него отмечены аномально низкие численность, биомасса и отклонения в биотопической и видовой структурах, связанные с минимальным влиянием на него неритической фауны. Подобная аномалия может быть обусловлена образованием мощного вдольберегового апвеллингового фронта, препятствующего поперекшельфовому выносу в сторону океана богатых биогенами прибрежных вод с неритической фауной. Усиление этого фронта могло произойти в сложившихся гидродинамических условиях активизировавшегося апвеллинга и интенсифицированного Канарского течения.

Поперечный динамический фронт, сформировавшийся, как описано выше, около 24° с.ш. в зоне конвергенции, блокировал распространение на юг неритического и дальне-неритического сообществ и способствовал развитию на акватории 21-24° с.ш., где доминировали процессы адвекции и даунвеллинга олиготрофных океанических вод, атипичного сообщества III, имевшего экстремально низкие показатели развития и сильно упрощенную видовую структуру. По-видимому, это сообщество отражало состояние деградации зоопланктона в условиях резкого нарушения биотопа.

3. Аномалия мезозoopланктонного населения зимой 1998/99 г. Гидрологические условия, как описано выше, характеризовались высокой интенсивностью апвеллинга, особенно в районе 24°-27° с.ш., где значения термического индекса апвеллинга в 2 раза выше среднесноголетнего зимнего индекса у побережья Марокко. Основные неритическое и дальне-неритическое сообщества находились в первых стабильных состояниях. Но пространственное распределение неритического сообщества было разорвано атипичным сообществом, биотопически приуроченным к прибрежным водам очень интенсивного локального апвеллинга (рис. 2). Количественные показатели его развития были почти в 1,5 раза ниже, чем в неритическом сообществе, а в биотопической, трофической и видовой структурах отмечены черты значительного упрощения. По-видимому, такая упрощенная структура отражала переход основного неритического сообщества на более раннюю стадию сукцессии под действием стрессорных условий в зоне высокоинтенсивного апвеллинга, создавшего мощное локальное поступление дополнительной внешней энергии и

нарушившего пространственную однородность основного неритического сообщества, усиливая его гетерогенность и способствуя дифференциации.

4. *Мезозoopланктонное население 1999-2007 гг.* развивалось в условиях установившегося во второй половине 1998 г. нового климатического периода похолодания и стабильной активизации апвеллинга. Под влиянием факторов, связанных с интенсификацией апвеллинга, неритическое сообщество, вероятно, в первой половине 1999 г. прошло точку бифуркации, когда произошел сдвиг его структуры и переход в новое стабильное состояние (табл. 3,4). Очевидно, что изменения обилия и структуры, выразившиеся в ее упрощении и повышении степени олигомиксности, отражали адаптацию сообщества к более эффективному использованию дополнительной внешней энергии, поступавшей вместе с водами интенсифицированного апвеллинга.

Переход дальне-неритического сообщества в новое стабильное состояние запаздывал по сравнению с неритическим и произошел в 1999-2003 гг. Во всяком случае, в 1999 г. оно находилось еще в первом стабильном состоянии, а второе состояние, из-за перерыва в съемках и аномалии осени 2003 г., впервые было зарегистрировано только летом 2004 г. Во втором стабильном состоянии количественные показатели развития этого сообщества также в среднем возросли почти в 3 раза (табл. 3). Индекс видового разнообразия увеличился, а индекс выравненности не изменился. В биотопической структуре произошло повышение значимости неритических и неритическо-океанических видов. Трофическая структура почти не изменилась, а в видовой структуре наблюдалось увеличение роли неритических видов (табл. 4). Такая неритизация дальне-неритического сообщества вод Канарского течения в новом стабильном состоянии, как и повышение его численности и биомассы, очевидно, связаны с усилением потока биогенных элементов и органического материала (в том числе и планктона) от зон апвеллинга в сторону олиготрофного океана, который мог реализовываться посредством разрушения апвеллинговых ячеек в момент ослабления пассата, а также через апвеллинговые филаменты.

Помимо этих двух основных сообществ осенью 2004 и 2007 гг. на юге у м. Кап-Блан развивалось еще одно небольшое сообщество (рис. 2). Вероятные причины его дифференцировки и структура рассмотрены в главе 4.

5. *Аномалия мезозoopланктонного населения осенью 2003 г.* Из-за аномального северного положения центра Азорского максимума зафиксировано временное резкое ослабление режима пассатной атмосферной циркуляции и заметное снижение апвеллинговой активности до двух небольших прибрежных очагов подъема вод – на севере у м. Сим (около 31° с.ш.) и на юге между 21° и 23° с.ш. В центральной части полигона зафиксировано движение антициклонического характера и настолько мощная адвекция вод Канарского течения на шельф, что их влияние в прибрежной зоне прослеживалось от 24 до 30° с.ш.

В таких аномальных условиях неритическое сообщество имело аномальное разорванное пространственное распределение и локализовалось только в очагах апвеллинга (рис. 2). Однако его структура не изменилась и соответствовала своему второму стабильному состоянию (табл. 3, 4).

Дальне-неритическое сообщество, также имеющее аномальное пространственное распределение, простиралось не только в океанической зоне, но и на обширной акватории от 23° до 28° с.ш., где оно занимало вместе с проникшими сюда водами Канарского течения зону шельфа (рис. 2). Мощная адвекция на шельф вод Канарского течения привела к аномалии структуры этого сообщества, проявившейся, во-первых, в высокой неритизации (рис. 4), во-вторых, в изменении видовой структуры (в качестве доминант выступали виды, типичные для неритического сообщества).

Кроме этих двух основных сообществ осенью 2003 г. на юге у м. Кап-Блан развивались еще два небольших сообщества: одно – на шельфе, а другое – мористее (рис. 2). Причины их дифференцировки и структура описаны в главе 4.

Глава 6. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА В ЗОНЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КАНАРСКОГО И СЕВЕРНОЙ ВЕТВИ МЕЖПАССАТНОГО ТЕЧЕНИЙ

6.1. Особенности гидрологических условий

Структура вод в районе была типична для периода исследования и обусловлена взаимодействием Северной (САЦВ) и Южной (ЮАЦВ) атлантических центральных водных масс и их поверхностных модификаций – Северной (СПВ) и Южной (ЮПВ) поверхностных водных масс, соответственно. Боковое взаимодействие между водами северного и южного происхождения наблюдалось в районе м. Кап-Блан и приводило, во-первых, к формированию градиентной зоны с интенсивным вихреобразованием и меандрированием потоков – Сенегало-Мавританского фронта (СМФ), а во-вторых, к смешению СПВ и ЮПВ, и опусканию более плотной смеси в нижние слои. Южная граница зоны СМФ лежала у широты 20°, а северная – около 22° с.ш. (рис. 7).

6.2. Общая характеристика зооценоза: фаунистический состав, вертикальное распределение численности и биомассы

В мезозоопланктоне идентифицировано 239 видов и таксонов более высокого ранга, относящихся к 20 систематическим группам. Из них 195 видов – веслоногие и два вида (*Podon intermedius* и *Evadne spinifera*) – ветвистоусые ракообразные. Среди Copepoda удалось выявить 23 вида, не встречавшихся в горизонтальных сборах в слое 0-100 м. Все они – интерзональные или батипелагические. Все идентифицированные виды типичны для пелагиали района Канарского апвеллинга, а полученный фаунистический список сопоставим со списками, приводимыми другими авторами (Грузов и др., 1996; Vives, 1982; Carola, 1994; Razouls et al., 2005-2012).

Судя по константным видам копепод, на глубинах 0-100 м мезозоопланктон сформирован типично поверхностными видами. Ниже появлялись интерзональные виды, которые преобладали на глубинах более 200 м.

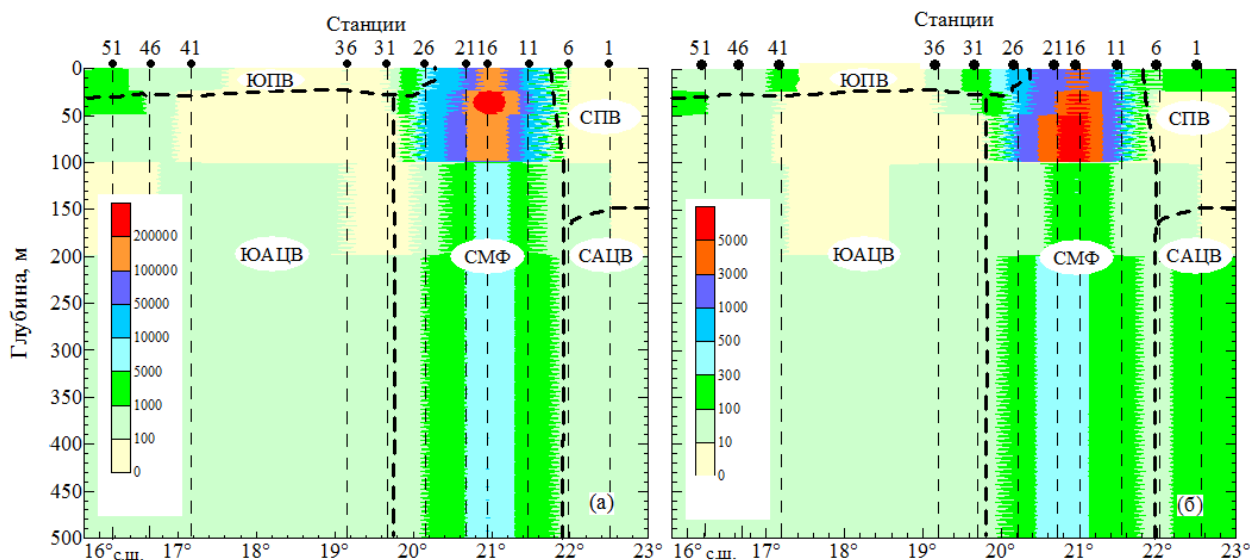


Рис. 7. Распределение численности, экз./м³ (а) и биомассы, мг/м³ (б) мезозоопланктона по гидробиологическому разрезу вдоль побережья Марокко и Мавритании. Условные обозначения: жирной штриховой линией обозначены границы между водными массами, СПВ – Северная поверхностная водная масса, САЦВ – Северная атлантическая центральная водная масса, ЮПВ – Южная поверхностная водная масса, ЮАЦВ – Южная атлантическая центральная водная масса, СМФ – Сенегало-Мавританский фронт

Средние величины численности и биомассы в столбе воды 0-500 м составляли 17000±8000 экз./м³ и 580±230 мг/м³. Фоновые значения обилия мезозоопланктона не превышали 1000 экз./м³ и 100 мг/м³ (рис. 7). Только у м. Кап-Блан (21° с.ш.) выявлена зона экстремально высоких значений во всем столбе воды. Фоновые значения численности и

биомассы характерны для склоновой и океанической части вблизи африканского побережья, а экстремально высокие величины высокопродуктивной зоны у м. Кап-Блан сопоставимы с ранее отмеченными показателями (Жигалова, 2002; Лидванов, 2006).

Существование зоны интенсивного развития зоопланктона, локализованной в океанической части и над склоном у м. Кап-Блан, отмечалось рядом авторов (Павлов, 1968; Гордеева, Шмелева, 1971). Причиной ее формирования, согласно распространенному представлению, является локализованный здесь квазистационарный апвеллинг. Однако в период съемки на акватории этой высокопродуктивной зоны, приуроченной к водам *СМФ*, не только не наблюдалось подъема вод, а наоборот, происходил интенсивный даунвеллинг. Поэтому, во всяком случае, для ситуации, сложившейся летом 2004 г., можно считать, что высокая биологическая продуктивность у м. Кап-Блан поддерживается самой фронтальной зоной и обусловлена спецификой ее формирования и протекающими в ней процессами. А именно, *ЮПВ*, несущая в приповерхностном слое высокую концентрацию биогенов (Minas et al, 1982; Духова, 2010), обогащает ими смешанные фронтальные воды, а активные динамические процессы способствуют удержанию и концентрированию планктона в благоприятном для развития биотопе.

6.3. Ценотическая структура и пространственное распределение сообществ мезозoopланктона

Кластерный анализ и многомерное шкалирование данных позволили выделить пять сообществ мезозoopланктона, приуроченных к водам разного происхождения (рис. 8). Картина их пространственно-биотопического распределения свидетельствует, что положение горизонтальной границы между интерзональными сообществами 1 и 2 и поверхностными сообществами 3, 4 и 5 довольно изменчивое, особенно в зоне *СМФ*. Погружение этой границы у 21° с.ш. легко объяснить мощным нисходящим движением уплотненных смешанных поверхностных вод фронта, увлекающих за собой развивающееся здесь сообщество. С небольшими локальными восходящими потоками вод, которые обнаруживаются в поле температуры и солености, так же можно связать ее относительно небольшие подъемы около 16° с.ш. На основе имеющихся данных трудно трактовать подъем горизонтальной границы до глубины 50 м у 19°30' и 21°5' с.ш. Поскольку апвеллинг не был выявлен, то роль восходящих потоков в выносе интерзональной фауны к поверхности не подтвердилась.

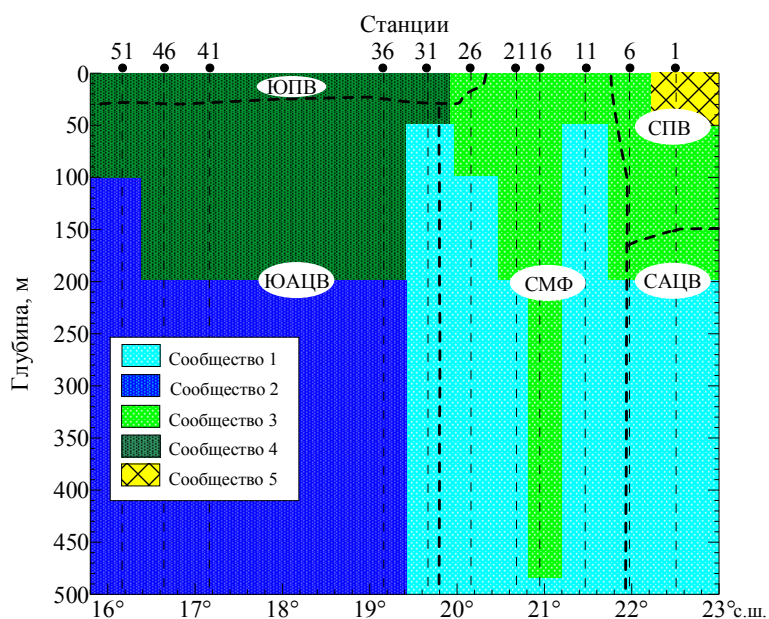


Рис. 8. Пространственное распределение сообществ мезозoopланктона по гидробиологическому разрезу вдоль побережья Марокко и Мавритании.
Условные обозначения: см. рис. 7

Аналогичная ситуация, когда в отсутствии выраженного подъема вод в зоне дивергенции течений у м. Кап-Блан в подповерхностных слоях в океанической части была идентифицирована интерзональная фауна, описана К.Т. Гордеевой и А.А. Шмелевой (1971). Но причины ее появления авторами не обсуждаются. Можно предположить, что на периферии фронтальной зоны создаются благоприятные динамические условия (мезомасштабные вихри, локальные восходящие потоки) для задержки здесь интерзональных видов, попадающих в поверхностные слои, например, в ходе активного ночного подъема. Возможно даже изменение их суточной ритмики поведения, когда они значительно уменьшают амплитуду миграций для сохранения своей локализации в зоне высокого обилия пищи (Rollwagen Bollens, Landry, 2000).

Вертикальная граница между сообществами, биотопически связанными с водами северного и южного происхождения, приурочена к южной границе зоны СМФ. О возможной роли этого фронта в качестве ценотической границы между двумя типами сообществ, населяющих разные биотопы, указывал В.В. Крылов (1976). Но проведенное им сравнение на основе ограниченного объема материала не позволило дать положительного ответа.

Только интерзональное сообщество 1 и поверхностное сообщество 3 участвовали в формировании высокопродуктивной зоны у м. Кап-Блан (рис. 7, 8). Это нашло свое отражение в значениях численности и биомассы мезозoopланктона: сообщество 3 имело наибольшее значение численности и наибольшую биомассу, а показатели развития сообщества 1 почти в два раза превышали таковые соседнего сообщества 2 (табл. 5).

6.4. Структура сообществ мезозoopланктона

Сообщества 1 и 2 были сформированы по большей части интерзональными и в подавляющем большинстве океаническими видами копепод, среди которых свыше 70% относились к группе мелких хватателей и грубых фильтраторов (табл. 5). По численности в них доминировали *Oncaea conifera* и представители семейства *Metridinidae* – *Metridia lucens* и *Pleuromamma abdominalis* в сообществе 1 и *Pleuromamma borealis* в сообществе 2. Субдоминантное положение в сообществе 1 занимали *Aetideopsis carinata*, а в сообществе 2 – *Calanoides carinatus* и *Eucalanus monachus*.

Таблица 5. Некоторые показатели состояния сообществ мезозoopланктона вдоль побережья Марокко и Мавритании

Параметр	Сообщества				
	1	2	3	4	5
Численность, экз./м ³ ±m	669±318	327±148	50658±23117	539±184	133±90
Биомасса, мг/м ³	91±36	52±15	1632±654	53±15	284±131
Индекс Шеннона, бит/экз.	3,46	3,46	3,31	3,31	3,17
Индекс выравнивания Пиелу	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7
Относительная численность, %					
- неритических видов копепод	3,1	0,3	46,6	11,5	19,6
- неритическо-океанических видов копепод	28,2	28,9	41,5	44,7	56,2
- океанических видов копепод	68,7	70,8	11,9	43,8	24,2
- интерзональных и батипелагических видов копепод, %	79,4	58,6	18,0	12,0	11,8
- тонких фильтраторов	12,2	19,9	41,1	53,2	14,6
- грубых фильтраторов	35,6	20,4	4,7	6,6	28,4
-организмов со смешанным типом питания	11,8	7,9	25,1	8,7	24,6
- мелких хватателей	38,8	50,5	27,5	28,0	28,9
- крупных хватателей	1,6	0,9	1,3	2,9	3,1
- непитающихся	0,0	0,4	0,3	0,6	0,4

Все поверхностные сообщества были сформированы главным образом поверхностными видами копепод, большая часть которых относилась к группе мелких фильтраторов (табл. 5). Численность неритических видов в них в 10-50 раз превышала таковую в интер-

зональных сообществах и была максимальной в сообществе 3. В сообществе 3 доминировали неритические виды родов *Acartia* и *Paracalanus* и мелкие неритические виды рода *Oncaea*. Высока также была доля неритическо-океанического вида *Centropages chierchiae* и неритического *Euterpina acutifrons*. Доминирующая группа сообщества 4 была представлена исключительно неритическо-океаническими и океаническими копеподами родов *Clausocalanus* и *Oithona*. Помимо них высокую относительную численность имели океанические виды *Farranula gracilis* и *Acartia danae*. В сообществе 5 среди веслоногих ракообразных по численности преобладали как неритическо-океанические виды рода *Oithona*, так неритический *Temora stylifera* и океанический *Acartia danae*. Основу его численности формировали моллюски рода *Limacina*.

В литературе отсутствуют материалы, в которых бы рассматривались вопросы ценотической организации зоопланктона в районе исследования. Однако авторы отмечают, что представители родов *Metridia* и *Pleuromamma*, игравшие важную роль в структуре выделенных нами интерзональных сообществ, являются типичными интерзональными видами, развивающимися в массовом количестве в мезопелагиали (Виноградов, 1968; Рудяков, 1968, 1979; Shulz, 1982). Считается также, что *Oncaea conifera*, занимавшая, по нашим данным, доминирующее положение, – массовый вид, приуроченный в тропических районах к мезо- и батипелагиали (Herring et al., 1993). Среди других видов хорошо изучен *Calanoides carinatus*, совершающий онтогенетические миграции, тесно связанные с апвеллингом (Postel et al., 1995). Этот вид достигал наибольшего развития в интерзональном сообществе ЮАЦВ, что неудивительно, поскольку он, по мнению ряда авторов, является видом-индикатором именно этой водной массы. На роль еще одного вида-индикатора, но уже САЦВ, вероятно, может претендовать *Aetideopsis carinata*, занимавший субдоминирующее положение в сообществе 1, и только единично представленный в сообществе 2.

Структура выделенных поверхностных сообществ соответствовала структуре поверхностных дальне-неритических и неритических сообществ побережья Марокко и Мавритании. Несмотря на свое океаническое положение, сообщество 3 сформировано типичным неритическим комплексом видов с группой доминантов, характерных для неритического сообщества, развивавшегося в зоне шельфа Марокко. Именно у м. Кап-Блан это неритическое сообщество выносилось за пределы шельфа в океаническую зону (рис. 2) и участвовало в формировании высокопродуктивной зоны СМФ.

Поверхностное сообщество 4 вод ЮПВ сформировано типичным океаническим комплексом видов (Грузов и др., 1996; Жигалова, 2002) и, по-видимому, является типичным дальне-неритическим сообществом побережья Мавритании (Глушко, Лидванов, 2012).

Сообщество 5, судя по доминирующему положению таких характерных для неритического сообщества видов, как *Temora stylifera* и *Centropages chierchiae* (Грузов и др., 1996; Жигалова, 2002; Shulz, 1982), находилось также, как и сообщество 3, под влиянием фауны шельфа. С другой стороны, доминирующее положение *Oithona plumifera*, *Oithona similis* и *Acartia danae*, и присутствие *Mecynocera clausi*, которые характерны для дальне-неритического сообщества, развивающегося в водах Канарского течения, свидетельствуют, что сообщество 5 формировалось и под влиянием вод океанического происхождения. Учитывая локализацию этого сообщества на севере акватории съемки (где летом Канарское течение отклоняется от побережья), можно считать, что его своеобразие было обусловлено влиянием вод этого течения.

ВЫВОДЫ

1. В районе Канарского апвеллинга у побережья Марокко в мезозоопланктоне идентифицировано 23 таксона выше рода. Среди Cladocera выявлено 7 видов, среди Copepoda – 184 вида и представители 8 родов, не идентифицированных до вида. Впервые обнаружено два ранее не указывавшихся вида – *Euchaeta paraconcinna* Fleminger, 1957 и *Paracalanus tropicus* Andronov, 1977. В фауне доминировали океанические широкотропи-

ческие виды, среди которых поверхностные и интерзональные представлены в равном соотношении. Фаунистический фон побережья формировали неритические широкотропические виды. Состав групп константных, второстепенных и случайных по частоте встречаемости таксонов консервативен.

2. Большую часть вод побережья Марокко населяли два стабильных во времени и различающихся по биотопической, трофической и видовой структурам сообщества – основные неритическое и дальне-неритическое.

3. Неритическое сообщество, биотопически приуроченное к апвеллинговым водам, характеризовалось как олигомиксное с низкой структурной сложностью, адаптированное к нестабильным условиям изменчивой апвеллинговой циркуляции.

4. Дальне-неритическое сообщество вод Канарского течения, отличавшееся относительно низкими численностью и биомассой и изменчивой видовой структурой, представляло собой сообщество экотонного типа, находящееся под влиянием прибрежной фауны, и характеризовалось как полимиксное с высокой структурной сложностью, более адаптированное к условиям ограниченности источников энергии.

5. Сезонные изменения обилия и структуры основных неритического и дальне-неритического сообществ не выражены. В их межгодовой динамике отмечены явные сдвиги численности, биомассы, а также перестройки структуры, которые происходили с небольшой отсрочкой в ответ на изменение режима атмосферной циркуляции и интенсивности апвеллинга в 1998 г. и были следствием сдвига режима функционирования экосистемы района Канарского апвеллинга.

6. Важнейшие перестройки и переход неритического сообщества в новое стабильное состояние произошли в конце 1998 – начале 1999 гг. Они проявились в упрощении биотопической и трофической структур, изменении видовой структуры и увеличении в три раза численности и биомассы. Переход дальне-неритического сообщества из одного стабильного состояния в другое произошел позднее, в период 1999-2003 гг., и выразился в увеличении как обилия мезозoopланктона, так и значимости неритических видов в видовой структуре. Начало перестройки сопровождалось формированием ряда нетипичных состояний мезозoopланктона летом 1998 г. и зимой 1998/99 г., которые проявились обособлением новых сообществ с атипичной структурой.

7. В зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений над глубинами 1000 м и в условиях типичной для лета гидрологической обстановки мезозoopланктон представлен характерными для пелагиали района Канарского апвеллинга видами, формирующими пять сообществ, приуроченных к водам разного происхождения. Из них два поверхностных (дальне-неритическое и неритическое) и одно интерзональное сообщества типичны для побережья Марокко, а третье поверхностное и второе интерзональное – для побережья Мавритании.

8. Роль вертикальной ценотической границы между сообществами северного и южного происхождения выполняла южная граница Сенегало-Мавританской фронтальной зоны; а горизонтальная граница между поверхностными и интерзональными сообществами проходила преимущественно на глубинах около 200 м, ее положение резко менялось в зоне Сенегало-Мавританского фронта.

9. В формировании высокопродуктивной зоны, расположенной у м. Кап-Блан в водах Сенегало-Мавританского фронта, участвовали поверхностное неритическое и интерзональное сообщества мезозoopланктона северного происхождения, развивавшиеся вдоль побережья Марокко. Механизм формирования этой высокопродуктивной зоны не связан с апвеллингом, а обусловлен действием фронтальной зоны и протекающими в ней процессами, обогащающими биогенными элементами смешанные фронтальные воды и способствующими удержанию и концентрированию планктона в благоприятном для развития биотопе.

Список работ по теме диссертации
Публикации в изданиях из перечня ВАК

1. 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.
2. Глушко О.Г., Лидванов В.В. Состав и структура зоопланктона прибрежных вод Мавритании в зимний период // *Журнал сибирского федерального университета. Биология*. 2012. Т. 5. №2. С. 138-150.
3. Лидванов В.В., Кукуев Е.И., Кудерский С.К., Грабко О.Г. Таксономический состав мезозoopланктона экосистемы Канарского течения (побережье Марокко) // *Журнал сибирского федерального университета. Биология*. 2013. Т.6. №3. С. 290-312.

Публикации в прочих изданиях

4. Глушко О.Г., Лидванов В.В. Веслоногие ракообразные (CRUSTACEA, CALANOIDA) атлантических вод побережья Мавритании // *Известия КГТУ*. 2013. №28. С. 26-35.
5. 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»: Материалы молодежных школ, г. Азов, октябрь 2005 г. Ростов н/Д: ЮНЦ РАН, 2005. С. 67-70.
6. Лидванов В.В. Летний зоопланктон прибрежных вод Марокко в современный период // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (Тольятти, сентябрь 2006), тезисы докладов. т. I. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 271.
7. Лидванов В.В., Жигалова Н.Н. Межгодовая динамика зоопланктона в системе Канарского течения // X съезд Гидробиологического общества при РАН. Тезисы докладов (г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г.). Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 236-237.
8. Лидванов В.В. Многолетняя динамика зоопланктона в зоне Канарского апвеллинга // *Современные проблемы гидроэкологии. Тезисы докладов VI Международной конференции, посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга* (г. Санкт-Петербург, 11-15 октября 2010 г.). С.-Пб.: Изд-во «Русская коллекция СПб», 2010. С. 106.
9. Лидванов В.В., Кудерский С.К., Глушко О.Г. Межгодовая динамика зоопланктона в экосистеме Канарского течения // *Материалы XV Конференция по промышленной океанологии, посвященная 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича* (Светлогорск, Калининградская обл., 12-17 сентября 2011 года). Калининград: АтлантНИРО. 2011. С. 159-161.
10. Lidvanov V.V. Interannual dynamics of zooplankton in the Canary Current Ecosystem // *ICES Annual Science Conference* (Gdańsk, Poland, 19 – 23 September 2011). P. 148.