

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи
УДК 591.524.12(261.74)

Лидванов Вячеслав Владиславович

МЕЗОЗООПЛАНКТОН В РАЙОНЕ КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА

03.02.10 – Гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Науменко Е.Н.

Санкт-Петербург

2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ОКЕАНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА	11
1.1. Рельеф дна	14
1.2. Атмосферная циркуляция и ее сезонная динамика	14
1.3. Гидрологические условия	17
1.3.1. Водные массы и их структура	17
1.3.2. Сезонная изменчивость термогалинной структуры вод	18
1.3.3. Горизонтальная циркуляция и ее сезонная изменчивость	20
1.3.4. Прибрежный апвеллинг и его сезонная изменчивость	24
1.3.5. Гидрохимические условия и их сезонная изменчивость	27
1.4. Межгодовая изменчивость гидрологических условий	30
1.4.1. Межгодовая изменчивость термических условий	30
1.4.2. Межгодовая изменчивость интенсивности апвеллинга	30
1.4.3. Межгодовая изменчивость горизонтальной циркуляции и распределения водных масс	31
1.5. Общая характеристика основных биотических компонентов экосистемы Канарского апвеллинга	32
1.5.1. Фитопланктон	32
1.5.2. Хлорофилл и первичная продукция	33
1.5.3. Зоопланктон	36
1.5.4. Пелагический ихтиоценоз	38
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	41
2.1. Район исследований. Сбор материала	41
2.2. Обработка и первичный анализ материала	44
2.3. Оценка трофической структуры мезозoopланктона	45
2.4. Оценка биотопической структуры мезозoopланктона	47

2.5. Оценка батиметрической структуры мезозoopланктона	49
2.6. Оценка зоогеографической структуры мезозoopланктона.....	49
2.7. Статистический анализ материала.....	50
Глава 3. СОСТАВ И СТРУКТУРА ФАУНЫ МЕЗОПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО	59
3.1. Фаунистический состав мезозoopланктона.....	59
3.2. Биотопическая и батиметрическая структуры фауны веслоногих ракообразных.....	61
3.3. Типы ареалов и зоогеографическая структура фауны веслоногих ракообразных.....	63
3.4. Частота встречаемости таксонов мезозoopланктона	68
Глава 4. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО.....	72
4.1. Ценотическая структура мезозoopланктона	72
4.2. Пространственное распределение и биотопическая приуроченность сообществ мезозoopланктона	74
4.3. Численность, биомасса и структура сообществ мезозoopланктона	81
Глава 5. СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ СООБЩЕСТВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО.....	92
5.1. Динамика численности и биомассы основных сообществ мезозoopланктона	92
5.2. Типы структур основных сообществ мезозoopланктона.....	95
5.3. Динамика мезозoopланктона побережья Марокко.....	100
Глава 6. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА В ЗОНЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КАНАРСКОГО И СЕВЕРНОЙ ВЕТВИ МЕЖПАССАТНОГО ТЕЧЕНИЙ	110
6.1. Особенности гидрологических условий.....	110

6.2. Общая характеристика зооценоза: фаунистический состав, вертикальное распределение численности и биомассы.....	111
6.3. Ценотическая структура и пространственное распределение сообществ мезозoopланктона	115
6.4. Структура сообществ мезозoopланктона	118
ВЫВОДЫ	125
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	127
ПРИЛОЖЕНИЕ	145

ВВЕДЕНИЕ

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 этот район 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). Однако, как справедливо отмечает А.К. Гейнрих (1993), другие компоненты экосистемы района Канарского апвеллинга, особенно фито- и зоопланктон, все еще остаются малоизученными по сравнению с аналогичными апвеллинговыми экосистемами Атлантического и Тихого океанов (Бенгельской, Перуанской, Калифорнийской).

Целенаправленное и масштабное 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). В дальнейшем в этом районе было проведено более 50 научно-исследовательских и научно-поисковых морских экспедиций на судах АтлантНИРО и управления «Запрыбпромразведка».

Полученные в ходе всех этих работ результаты значительно расширили представления о фауне мезозоопланктона, особенно веслоногих ракообразных (Гордеева, Шмелева, 1971, 1974; Vives, 1982), об особенностях его горизонтального и вертикального распределения, о закономерностях формирования его скоплений,

о биологии некоторых массовых видов (Канаева, 1962; Хромов, 1962 а, б; 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 мезозoopланктонного 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 мезозoopланктона 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 мезозoopланктона 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 мезозoopланктона 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 мезозoopланктона побережья Марокко.

4. Исследовать вертикальное распределение мезозoopланктона 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 совершен-

ствования 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 биологической секции Ученого совета Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО) (2004-2012 гг.); а также вошли в отчеты о выполнении плана научно-исследовательских работ АтлантНИРО за 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, про-

изошедшие 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 ракообраз-

ных; 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.

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

В соответствии с активно развиваемой в последние годы концепцией Больших морских экосистем (Sherman, 1993; Sherman et al., 1999; Петров, 2009), атлантическое побережье северо-западной Африки вместе с водами Канарского течения относится к одной из 64 Больших морских экосистем Мирового океана и к одной из четырех главных восточных пограничных высокопродуктивных апвеллинговых экосистем. Подавляющая часть ее акватории, в соответствии с классификацией, принятой Всемирной Организацией по сельскому хозяйству и продовольствию (ФАО), располагается в промысловом районе Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА, 34-ый промысловый район) (Доманевский, 1998).

Район Канарского апвеллинга располагается на акватории вдоль атлантического побережья западной Африки и Пиренейского полуострова, ограниченной северными широтами 12-44° и внешней окраиной Канарского течения (рис. 1). Его площадь составляет около 1,1 млн км² и захватывает 200-мильные экономические зоны семи прибрежных государств. Этот район располагается в четырех климатических зонах (субтропической, тропической, субэкваториальной, экваториальной) и обычно его разделяют на основе гидрологических, гидрохимических и биологических особенностей на пять подрайонов (sub-regions): Гилисийский (Испанский) (42-44° с.ш.), Португальский (37-42° с.ш.), Кадисский залив (33-37° с.ш.), Марокканский (м. Сим – м. Кап-Блан, 21-37° с.ш.) и Мавритано-Сенегальский (12-21° с.ш.) (Arístegui J. et al., 2009).

Впервые исследования в водах Канарского течения были проведены в кругосветной экспедиции на корвете британского военно-морского флота «Челленджер» (1872-1876 гг.) под командованием капитана Дж. Нейроса и научным руководством У. Томсона (Грезе, 1971; Дрейк и др., 1982). Пример «Челленджера» послужил стимулом к организации целого ряда океанографических экспедиций в различных государствах. Эстафету переняла Германия, организовав на корвете «Газель» (1874-1876 гг.) следующее кругосветное плавание. За ним последовали немецкая планктонная экспедиция под руководством В. Ганзена на судне «Националь» (1889 г.) и немецкая экспедиция под руководством К. Хуна на судне «Вальдивия» (1898-1899 гг.) (Mills, 1989). В этих экспедициях, помимо гидрологических исследований, была проведена огромная фаунистическая работа, позволившая оценить биоразнообразие океана. Однако целенаправленное и масштабное изучение атлантического побережья Африки с привлечением количественных методов сбора и

анализа биологического материала было начато только в 20-х годах XX столетия с экспедиции датской шхуны «Дана», проведенной под руководством И. Шмидта, и продолжено Данией под руководством А. Брууна в середине 40-х годов на яхте «Атлантида» и в начале 50-х годов на судне «Галатея».

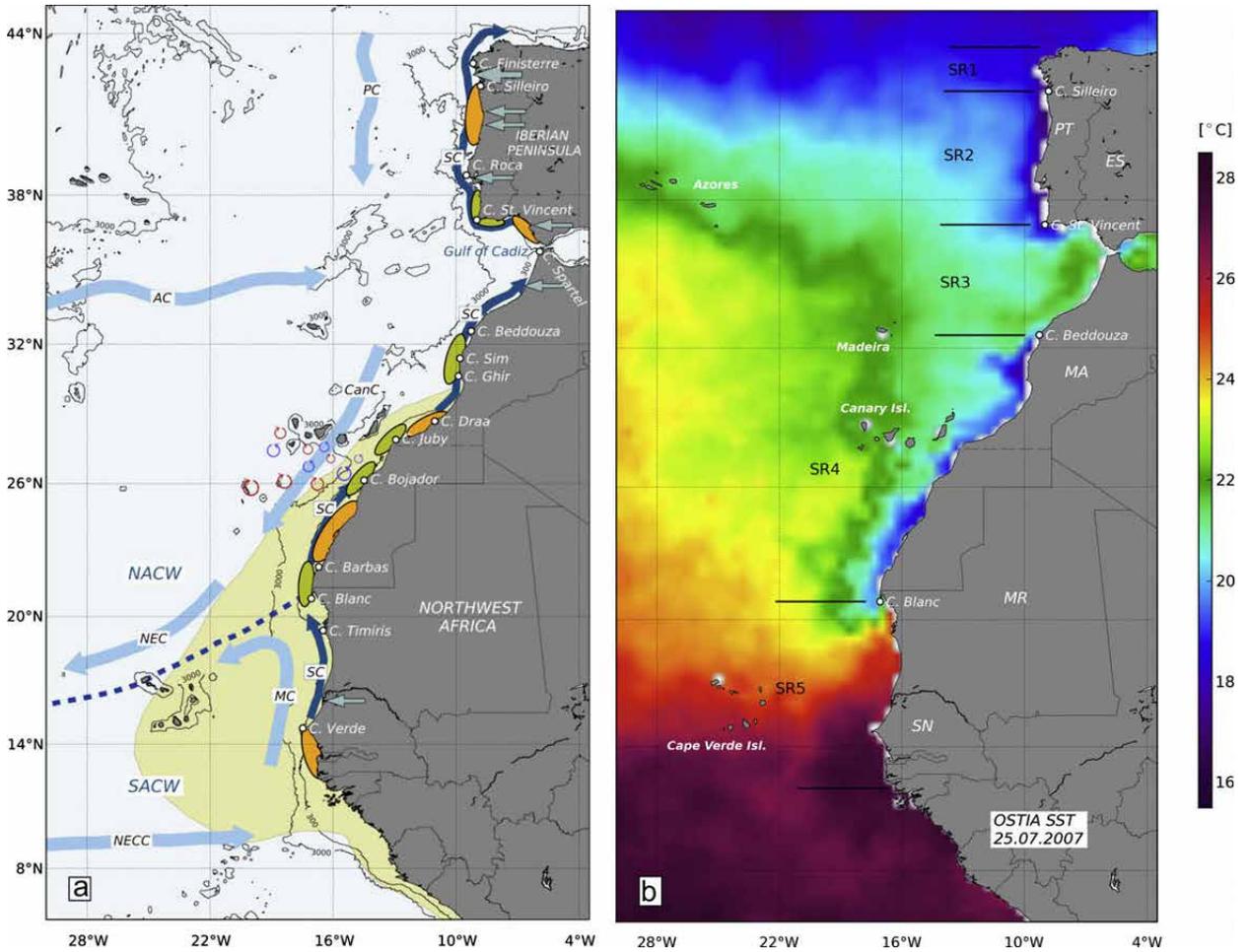


Рис. 1. Карта-схема основных течений (а) и летней температуры поверхности океана (б) бассейна района Канарского апвеллинга (Arístegui et al., 2009)

→ направление поверхностных течений, → склоновый подповерхностный поток; → участки стока пресных вод, → зона осаднения продуктов эолового переноса, → зоны концентрации и → рассеивания гидробионтов на шельфе; ■■■ Сенегало-Мавританский фронт между водными массами северного и южного происхождения; NACW– Северная атлантическая центральная водная масса, SACW – Южная атлантическая центральная водная масса. Мезомасштабные круговороты отмечены синими (циклонические) и красными (антициклонические) кругами к югу от Канарских островов. AC - Азорское течение, CanC - Канарское течение, MC – северная ветвь Межпассатного противотечения (Мавританское течение), NEC-Северное Пассатное течение, NECC – Межпассатное противотечение, PC – Португальское течение, SC – склоновое течение (прибрежное Канарское подповерхностное противотечение). SR1 – Испанский (Галисийский), SR2 – Португальский, SR3 – Кадисский залив, SR4 – Марокканский и SR5 – Мавритано-Сенегальский подрайоны. PT – Португалия, ES – Испания, MA – Марокко, MR – Мавритания, SN – Сенегал

К началу 50-х годов исследования в районе Канарского апвеллинга вышли не только на международную арену, но и перешли на новый, экосистемный, уровень. Первая многонациональная программа, в которой принимали участия советские океанологи и морские биологи, была реализована в 1957-1959 гг. под эгидой Международного геофизического года (МГГ) (Канаева, 1962). Далее, в 60-х годах начата программа Международного сотрудничества по исследованию тропической Атлантики (МСИТА), получившая условное наименование ЭКВАЛАНТ (Грезе, 1971). И, наконец, одна из последних крупнейших программ, в которой приняло участие 14 стран (в том числе СССР) и проведено более 100 экспедиций в период с 1970 по 1977 гг., была программа CINECA (Кооперативное исследование северной части центрально-восточной Атлантики) (Grall et al., 1974; Letaconnoux, 1982).

Российские исследования на акватории экосистемы Канарского течения начали свою историю с мая 1957 г., когда в БалтНИРО (г. Калининград) было принято решение об организации научно-промысловой экспедиции к берегам Африки на БМРТ «Казань» (Букатин и др., 2009; Букатин и др., 2010). В дальнейшем в этом районе было проведено более 50 научно-исследовательских и научно-поисковых морских экспедиций на судах АтлантНИРО и управления «Запрыбпромразведка», основной целью которых стало выполнение микросъемок для оценки распределения промысловых скоплений рыб в зависимости от океанографических условий (Букатин и др., 2010). Только эпизодически во время этих экспедиций проводили другие виды исследований (например, планктонные работы) (Петрова, 1971; Семенова, 1975; Жигалова, 1976).

Систематические комплексные крупномасштабные исследования прибрежной части района Канарского апвеллинга как важнейшего района международного промысла начаты только в 1994 г. на судах АтлантНИРО в рамках межправительственных соглашений в области морского рыболовства с Королевством Марокко и с Исламской Республикой Мавритания. Эти исследования продолжаются до настоящего времени и включают не только выполнение тралово-акустических, гидрологических съемок и метеорологических наблюдений, но и широкий спектр гидробиологических работ (гидрохимический анализ, оценка первичной продукции, сбор фито-, зоо-, ихтиопланктона и т.д.). Обобщения полученных уникальных материалов уже сейчас дали принципиально новые данные о структуре и динамике

экосистемы района Канарского апвеллинга (Сирота, 2003; Чернышков и др., 2003; Букатин и др., 2009) и использованы в настоящей главе.

Исследования автора проведены на основе материалов, собранных в этих экспедициях, и касаются, прежде всего, побережья Марокко и, в меньшей степени, побережья Мавритании. Именно поэтому представленная в настоящем обзоре характеристика абиотических факторов и биотопа, а также биотических компонентов экосистемы района Канарского апвеллинга относится преимущественно к Марокканскому и Мавритано-Сенегальскому подрайонам.

1.1. Рельеф дна

Континентальный шельф западной Африки, над которым распространяется большая часть вод района Канарского апвеллинга, представляет собой подводную равнину, окаймляющую побережье африканского материка и полого наклоненную в сторону океана. Поверхность шельфа преимущественно ровная, в среднем ширина его находится в пределах от 15 до 40 миль, а углы наклона поверхности, как правило, не превышают 30' (Берников и др., 2002). Наименьшая ширина шельфа, значительный уклон поверхности и сложный рельеф с выходами скал отмечается вблизи горных побережий и у выступающих в море обрывистых мысов. Так, у м. Гир ширина шельфа составляет 8 миль, у м. Бохадор – 12 миль. Наиболее широк он там, где является продолжением материковых платформенных равнин: например, на участке от м. Бохадор до м. Барбас шельф расширяется до 60 миль (Лушин, 1972).

Глубина перехода шельфа к материковому склону (глубина над бровкой шельфа) не везде одинакова и у побережья Марокко и Мавритании составляет 100-120 м. Материковый склон имеет крутизну от 1-4 до 6-8°, а на отдельных участках 10-15° (Берников и др., 2002). Около Гибралтарского пролива ширина склона достигает 150 миль, южнее и до 9° с.ш. – от 30 до 70 миль. Рельеф склона сложный, во многих местах изрезан подводными ущельями и каньонами.

1.2. Атмосферная циркуляция и ее сезонная динамика

Атмосферная циркуляция над водами района Канарского апвеллинга в значительной степени определяет ее гидрологический режим и структуру вод, поэтому требует детального рассмотрения.

Основной чертой атмосферной циркуляции над акваторией экосистемы Канарского апвеллинга является наличие постоянных ветров северо-восточного направления (пассатов) (Ottersen et al., 2001; Берников и др., 2002). Этот устойчивый перенос воздушных масс возникает при взаимодействии субтропического антициклона Северного полушария (Азорский антициклон), материковой области пониженного давления над пустыней Сахара (Североафриканская континентальная депрессия) и экваториальной барической ложбины (рис. 2). Образующиеся в антициклоне тропические воздушные массы устремляются к экваториальной ложбине, отклоняясь под действием силы Кориолиса на запад. Наиболее устойчивым пассатный перенос становится между осью субтропических антициклонов и экваториальной депрессией (15-30° с.ш.), где повторяемость его по направлению может превышать 90%.

Интенсивность и положение пассатного переноса в теплый и холодный периоды года различаются (рис. 2), что обусловлено внутригодовой миграцией атмосферных барических центров в соответствии с сезонными изменениями склонения Солнца. Североафриканская континентальная депрессия перемещается в течение года от берега Верхней Гвинеи (январь) до Центральной Сахара (июль) и обратно. Одновременно изменяется местоположение Азорского антициклона. Его центр летом расположен в своем крайнем северном положении на 36° с.ш. и 35° з.д.; осенью он смещается на юг, достигая зимой своего крайнего южного положения на 31° с.ш. и 20° з.д. (Берников и др., 2002; Чернышков и др., 2005).

Соответственно перемещению барических центров в сезонном ритме происходит также меридиональное перемещение зоны пассатов. Южная граница пассата перемещается в течение года в широтном направлении от 10° с.ш. в феврале до 20° с.ш. в августе. Эта граница образуется дважды в год: в январе – апреле и в июле – октябре. Перестройка розы ветров происходит в мае и декабре.

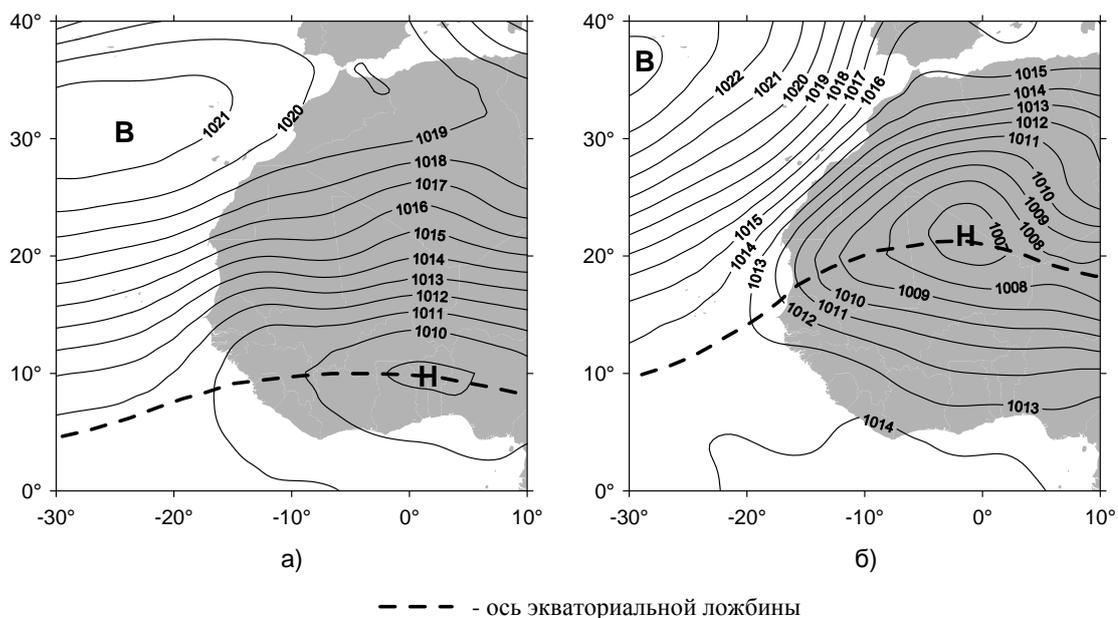


Рис. 2. Среднегодовое распределение приземного атмосферного давления в зимний (а) и летний (б) периоды (Чернышков и др., 2005)

По характеру внутригодовой изменчивости северо-восточного пассата выделяется три зоны (Сирота, 2003). Первая зона располагается в Мавритано-Сенегальском подрайоне между 12° и 20° с.ш. и характеризуется значительными сезонными колебаниями интенсивности пассата. Период усиления пассата наблюдается в декабре-мае. В южной части зоны летом происходит смена направления преобладающих ветров на юго-западное, т.е. начинает преобладать муссонный тип циркуляции воздушных масс.

Вторая зона лежит в южной части Марокканского подрайона между 20° и 25° с.ш. и отличается присутствием сильных пассатных ветров в течение всего года с максимальными значениями в мае-июле.

Третья зона располагается в северной части Марокканского подрайона севернее 25° с.ш. и характеризуется уменьшением интенсивности северо-восточного пассата при перемещении вдоль берега в северном направлении. Амплитуда сезонных колебаний здесь больше, чем в предыдущей зоне, но меньше, чем в первой. Период усиления пассатных ветров отмечается в мае-сентябре, ослабления – в октябре-марте.

1.3. Гидрологические условия

1.3.1. Водные массы и их структура

Северная атлантическая центральная водная масса (*САЦВ*), Южная атлантическая центральная водная масса (*ЮАЦВ*), их поверхностные модификации – Северная поверхностная (*СПВ*) и Южная поверхностная (*ЮПВ*) водные массы являются основными источниками вод в районе Канарского апвеллинга (Чернышков и др., 2005; Arístegui et al., 2009). Кроме них самостоятельно рассматривают также апвеллинговую воду (Сирота, 2003).

СПВ занимает северную часть района от поверхности до глубин 100-150 м. Она сформирована Канарским течением и претерпевает значительную пространственную трансформацию, обусловленную взаимодействием с атмосферой. Температура и соленость *СПВ* варьируют в пределах 16-24°C и 35,90-36,70‰, соответственно.

ЮПВ – теплые менее соленые воды, опресненные материковым стоком и ассоциирующиеся с потоком северной ветви Межпассатного противотечения. Эта водная масса ограничена снизу слоем пикноклина, отделяющим ее от нижележащей *ЮАЦВ*. Мощность вертикального слоя, занятого *ЮПВ*, составляет 30-40 м. Северная граница распространения *ЮПВ* достигает в отдельные годы м. Кап-Блан (20°55' с.ш.). Это происходит в период летнего усиления Межпассатного противотечения. Температура *ЮПВ* находится в диапазоне 26,8-28,8°C, соленость – 34,00-35,75‰.

Апвеллинговая вода располагается в непосредственной близости от берега к северу от 20° с.ш. Она образуется в результате взаимодействия промежуточных вод северного (*САЦВ*) и южного (*ЮАЦВ*) происхождения, которые изменили свои характеристики в процессе подъема к поверхности. Апвеллинговая вода приурочена к районам квазистационарного прибрежного апвеллинга. Ее ядро располагается на глубинах между 30 и 70 м, температура и соленость изменяются в пределах 10-19°C и 34,80-36,20 ‰ соответственно.

САЦВ и *ЮАЦВ* занимают глубины до 800 м практически вдоль всего побережья северо-западной Африки. Распределение этих двух водных масс в поле температура-соленость показано на рис. 3: Т, S – кривые 1 и 2 соответствуют условиям открытого океана, а 3 и 4 – районам апвеллинга.

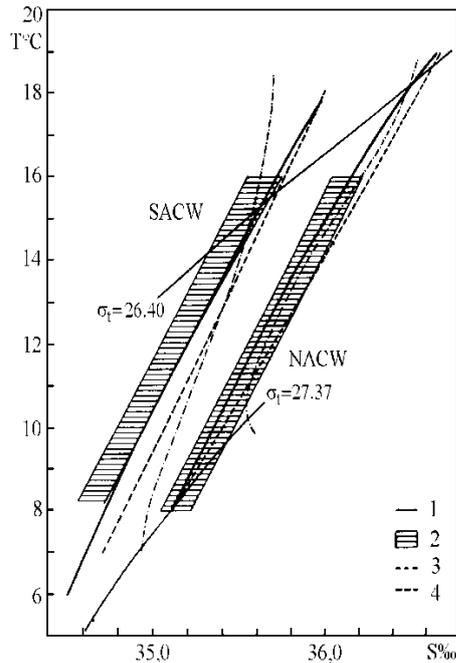


Рис. 3. T,S-характеристики Северной атлантической центральной водной массы (NACW) и Южной атлантической центральной водной массы (SACW).
1- Sverdrup et al., 1942, 2 - Sverdrup, 1952, 3 - Allain, 1970, 4 - Tomczak, 1978 (по: Чернышков и др., 2005)

Горизонтальное (боковое) взаимодействие холодных и более соленых вод САЦВ и теплых менее соленых вод ЮАЦВ и их поверхностных модификаций приводит, во-первых, к формированию фронтальной зоны (так называемого Сенегало-Мавританского фронта) с интенсивным вихреобразованием и меандрированием потоков, а во-вторых, к формированию вторичной водной массы – смеси, имеющей более высокую плотность и погружающуюся в нижние слои (Лидванов и др., 2010).

1.3.2. Сезонная изменчивость термогалинной структуры вод

На поверхности океана температура и соленость воды подвержены значительным сезонным колебаниям (прилож., рис. 1). Эта изменчивость обусловлена как радиационным фактором, так и горизонтальной и вертикальной адвекцией вод (Берников и др., 2002; Чернышков и др., 2005).

Для Марокканского подрайона характерен невысокий размах внутригодовых колебаний температуры и солености воды: зимой температура поверхности океана колеблется в пределах 14-18°C, соленость – в пределах 36,1-36,3‰; а летом температура поверхности океана колеблется в диапазоне 18-19°C, соленость – 36,2-36,4‰.

Мавритано-Сенегальский подрайон отличается значительными амплитудами годовых колебаний температуры и солености. Здесь в поверхностном слое между 10° и 21° с.ш. располагается Сенегало-Мавританский фронт, разделяющий *САЦВ* и *ЮАЦВ* и их поверхностные модификации. Южная граница Сенегало-Мавританского фронта проводится обычно на поверхности по изотерме 24°C, а северная граница – по изотерме 21°C. Этот фронт совершает значительные пространственные миграции в течение года с севера на юг и обратно. В январе-мае он располагается в крайнем южном положении на 10-12° с.ш. С мая по июнь происходит быстрое его перемещение на север, и в июле-сентябре он располагается между 19 и 21° с.ш. В дальнейшем он снова смещается на юг в свое крайнее южное положение. Поэтому в январе-апреле в Мавритано-Сенегальском подрайоне доминируют холодные водные массы северного происхождения с температурой 17-20°C, а в июле-ноябре – теплые водные массы южного происхождения с температурой 27-30°C.

В подповерхностных слоях термогалинная структура в целом напоминает таковую на поверхности: здесь также оказывает влияние радиационный фактор, процессы горизонтальной и вертикальной адвекции; однако явлений распреснения за счет осадков и речного стока уже не прослеживается. Так, на горизонте 50 м (прилож., рис. 1) отмечается аналогичная пространственно-временная изменчивость температуры, а амплитуда ее годовых колебаний хотя и меньше, чем на поверхности, ее распределение по широтам остается прежним: наиболее высокие значения (6°C) характерны для Мавритано-Сенегальского подрайона, а пониженные (2-4°C) отмечаются в Марокканском подрайоне у м. Кап-Блан и к северу от 28° с.ш.

В более глубоких слоях характер пространственно-временной изменчивости термогалинной структуры заметно отличается от поверхностной. Уже на горизонте 100 м (прилож., рис. 2) Мавритано-Сенегальский подрайон практически полностью занят *ЮАЦВ*, а Марокканский – *САЦВ*, причем *ЮАЦВ*, по сравнению с *САЦВ*, в течение всего года заметно более холодная и менее соленая. Сезонные колебания температуры *ЮАЦВ* не выходят за границы 14,5-16,5°C, а *САЦВ* – за границы 17-18°C. Колебания солености воды еще менее существенны. Сенегало-Мавританский фронт теперь имеет пространственно-временную стабильность, располагаясь меж-

ду 19°30' и 23°30' с.ш. Температура и соленость на южной и северной границах фронта равны 15°C, 35,8‰ и 17,5°C, 36,4‰, соответственно.

С увеличением глубины температура и соленость уменьшаются, причем в ЮАЦВ понижение температуры происходит значительно, чем в САЦВ (прилож., рис. 2). Разница среднегодовых значений температуры между поверхностным слоем и горизонтом 200 м на юге района составляет 12-14°C, тогда как на севере – 3-4°C. Сенегало-Мавританский фронт также хорошо выражен. Величина меридиональных градиентов температуры и солености такая же, как и на горизонте 100 м. Можно отметить, что зона взаимодействия вод смещается с глубиной на север. Разница между северной границей этой зоны на горизонтах 50 и 200 м составляет приблизительно 220 км.

1.3.3. Горизонтальная циркуляция и ее сезонная изменчивость

В районе Канарского апвеллинга движение поверхностных вод осуществляется в системах антициклонических субтропических круговоротов Северной и Южной Атлантики, наиболее важными звеньями которых являются Канарское течение, Северное Пассатное течение и Межпассатное противотечение (см. рис. 1).

Канарское течение, доминирующее на большей части района, является восточной периферией Североатлантического субтропического круговорота и берет свое начало на широте Пиренейского полуострова (Берников и др., 2002; Чернышков и др., 2005). Оно следует на юго-запад вдоль побережья северо-западной Африки примерно до широты м. Кап-Блан (21°с.ш.), разделяясь в районе м. Кап-Блан на два потока: южную ветвь, идущую над глубокой частью материкового склона, и прибрежную ветвь (Сахарское течение), подходящую ближе к побережью.

Следуя вдоль побережья африканского континента, Канарское течение под действием северо-восточного пассата отклоняется к западу и в районе островов Зеленого Мыса разделяется на два неравных потока. Большой из них поворачивает на запад и вливается в Северное Пассатное течение. Меньший поток, продолжая двигаться в южном направлении вдоль побережья Африки, поворачивает в Гвинейский залив, где принимает участие в формировании Гвинейского течения.

Канарское течение – относительно холодное, поскольку зарождается в бореальных широтах. Температура его вод колеблется от 13-14°C ранней весной (в крайних северных районах) до 23-26°C осенью (в крайних южных районах), а со-

леность изменяется от сезона к сезону от 35,50 до 36,50‰, соответственно. Средняя скорость этого течения обычно не превышает 1,5-1,8 км/ч и только на отдельных участках (вблизи мысов и Канарских островов) увеличивается до 2,2 км/ч. Перенос вод в нем ограничен слоем от поверхности до глубины 500 м, ширина течения может достигать 1000 км.

Северное Пассатное течение, зарождаясь к западу от островов Зеленого Мыса, пересекает Атлантический океан почти в широтном направлении. Положение и границы этого течения претерпевают значительные сезонные изменения. Северное Пассатное течение формируется за счет вод, поступающих с Канарским течением, а также вод северо-восточной периферии Североатлантического субтропического круговорота. Температура воды колеблется в пределах 16°C весной и 28°C осенью, соленость 35,50-36,50‰. Его средняя скорость составляет 0,9 км/ч, местами до 2,8 км/ч.

Между Северным и Южным Пассатными течениями постоянно действует Межпассатное противотечение – один из элементов широтной циркуляции, переносящий воды в восточном направлении. Ширина этого потока имеет сезонную изменчивость и колеблется от 370 до 1000 км, а его вертикальная мощность достигает более 500 м. Межпассатное противотечение наиболее интенсивно проявляется на поверхности океана в осенний период в Северном полушарии, когда северо-восточный пассат, заметно ослабевая, смещается к северу. В этот период оно охватывает обширную область (4-10° с.ш.), вытянутую в широтном направлении от берегов Южной Америки до берегов Африки. Скорость Межпассатного противотечения составляет 1,0–1,8 км/ч.

Межпассатное противотечение, подходя к побережью Африки, разветвляется на две части. Большая часть идет на юго-восток, вливаясь в поток Гвинейского течения, а меньшая, под влиянием южных ветров, поворачивает на север и формирует северную ветвь Межпассатного противотечения. Эта ветвь (или Мавританское течение) представлена потоком вод северного направления с максимальной скоростью на параллели 21°30' с.ш. на глубине 50 м со стержнем, проходящим на глубинах около 350 м. Поток этого течения сдвигает Канарское течение на запад, вклиниваясь в него на широте м. Кап-Блан. В результате такого взаимодействия

возникает ярко выраженная в поле температуры фронтальная зона – Сенегало-Мавританский фронт.

Важным элементом циркуляции вод системы Канарского течения является подповерхностное компенсационное противотечение – Канарское подповерхностное противотечение. При его участии осуществляется вынос вод в северном направлении из Экваториальной Атлантики вдоль северо-западного побережья Африки. Оно образуется из двух различных потоков: первый – вдольбереговая ветвь течения из Гвинейского залива, компенсирующая восточный поток Гвинейского течения в верхних слоях океана, второй – отделяющийся от Межпассатного противотечения поток, идущий из Центральной Тропической Атлантики и соединяющийся с основным потоком подповерхностного течения у континентального склона между 10 и 15° с.ш.

Канарское подповерхностное противотечение представляет собой довольно узкий поток шириной около 30-60 км, прижимающийся к континентальному склону. Считается, что это течение распространяется вдоль континентального склона до Гибралтарского пролива и, по-видимому, далее на север вдоль Пиренейского полуострова (Чернышков и др., 2005; Arístegui et al., 2009). К югу от м. Кап-Блан подповерхностное течение находится между горизонтами 100 и 200 м. К северу от м. Кап-Блан оно заглубляется (до 500 м между 30 и 34° с.ш.). Его выраженность и интенсивность носит сезонный характер. Например, в Марокканском подрайоне оно наиболее развито поздней осенью и зимой, что, вероятно, вызвано ослаблением пассатных ветров в этом районе (Arístegui et al., 2009).

Сезонная изменчивость горизонтальной циркуляции. Вслед за изменениями атмосферной циркуляции в системе Канарского течения наблюдаются сезонные перестройки (рис. 4), которые обусловлены изменчивостью пространственной, термогалинной и динамической структур субтропического круговорота (Navarro-Perez, Barton, 2001; Чернышков и др., 2005).

Эти изменения затрагивают поверхностный слой до глубины 200 м и в общих чертах проявляются:

– в миграции центра субтропического круговорота, перемещающегося зимой в крайнее северо-западное положение на широту 29°, а летом – в крайнее юго-восточное – на широту 27°;

– в широтной миграции системы течений Канарское – Северное Пассатное, которая в зимний период, вместе со смещением к югу зоны пассатных ветров, проникает дальше на юг; а в летний период, когда зона северо-восточного пассата находится на севере района, она занимает северное свое положение, замещаясь на юге интенсифицированной северной ветвью Межпассатного противотечения;

– в меридиональной миграции ядра Канарского течения относительно береговой линии, которое зимой занимает мористое положение, а летом прижато к африканскому побережью;

– в изменении интенсивности Канарского течения.

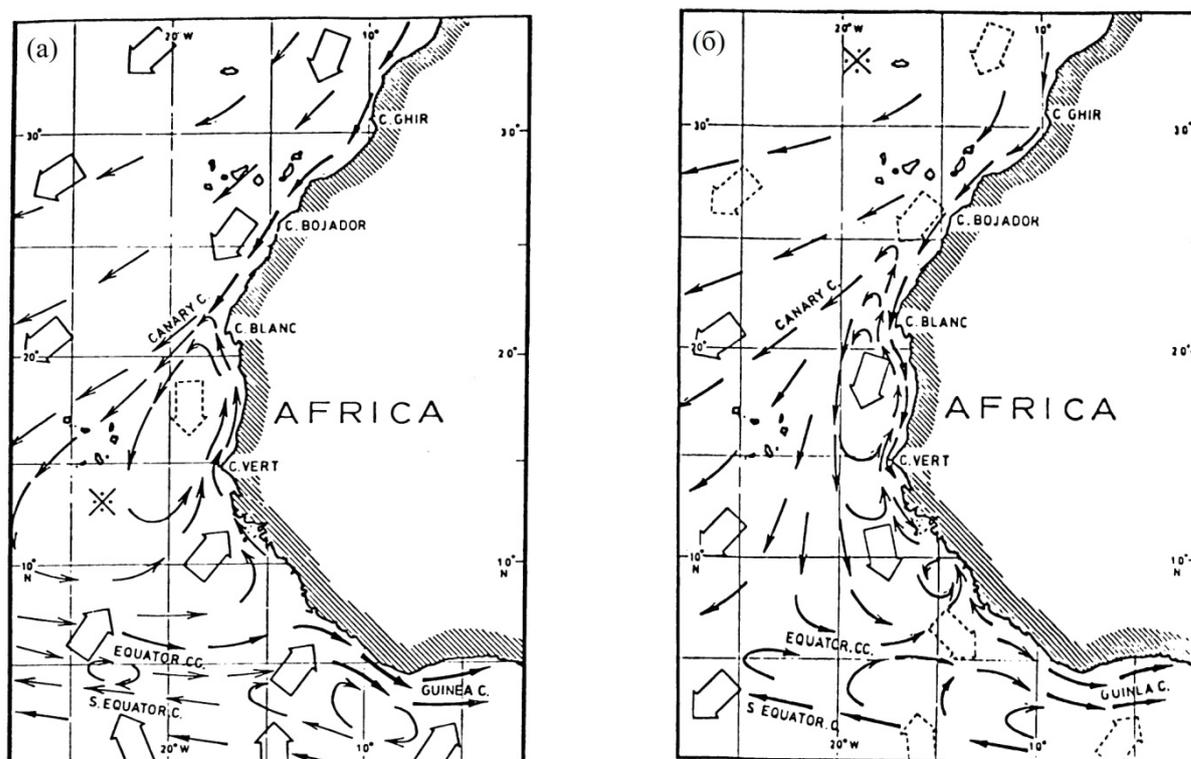


Рис. 4. Циркуляция вод на поверхности океана у северо-западного побережья Африки летом (а) и зимой (б) (Mittelstaedt, 1983)

Прозрачными стрелками указано направление преобладающих ветров; пунктирные стрелки указывают ветра слабых и изменчивых направлений; крест с четырьмя точками указывает на районы отсутствия сильных ветров устойчивого направления

На основе многолетних данных аномалий уровня океана и величине их временной изменчивости А.М. Сирота (2003) оценил сезонную динамику интенсивности вод в системе Канарского течения. Он выделил два экстремальных (март и октябрь) и два переходных (июль и январь) периода.

В марте Канарское течение к северу от м. Кап-Блан ослаблено, а к югу его продолжение, переходящее в северное Пассатное течение, наоборот, интенсифицировано. В июле интенсивность Канарского течения незначительна уже по всему району. В этот сезон наиболее выражено и интенсифицировано Межпассатное противотечение. Октябрь характеризуется наиболее высоким уровнем океана во всем районе. В январе потоки Межпассатного течения и его северной ветви практически не выражены. Преобладает южный перенос водных масс, состоящий из круговоротов разных знаков.

Иной характер имеет пространственно-временная изменчивость аномалий уровня океана в прибрежной зоне. Именно на ее основе можно идентифицировать участки интенсификации оттока вод с шельфа в океаническую часть и участки притока вод из открытой части на шельф. По данным А.М. Сироты (2003) изменения уровня океана имеют четко выраженный годовой ход. В начале каждого года происходит понижение уровня, а во второй половине года – повышение уровня океана. На севере Марокканского подрайона, между 30 и 35° с.ш. отмечается круглогодичный устойчивый западный перенос водных масс без выраженной сезонности. На юге этого подрайона периоды притока вод на шельф сменяются периодами оттока, и для них не характерна четкая сезонная приуроченность. В Мавритано-Сенегальском подрайоне наблюдается усиление выноса вод с шельфа в зимние месяцы и заток вод на шельф в летние.

1.3.4. Прибрежный апвеллинг и его сезонная изменчивость

Одним из самых важных океанографических явлений, формирующих гидрологический режим, структуру вод и особенности экосистемы района Канарского апвеллинга, является прибрежный апвеллинг (Берников и др., 2002; Hernández-León et al., 2007). Его возникновению способствуют устойчивые пассатные ветра, дующие вдоль берега или слегка отклоненно в сторону от берега. В соответствии с теорией Экмана пассат вызывает перенос воды на поверхности от берега. На рисунке 5 (а) изображено развитие классической апвеллинговой циркуляции: напряжение ветра, направленное к экватору (маленькие круги с точкой в центре), вызывает оффшорный транспорт (серые стрелки) в поверхностном экмановском слое (верхняя пунктирная синяя линия); возникающий при этом дефицит масс компенсируется потоком, направленным к берегу (черные стрелки) и проходящем в и под

слоем поднимающегося пикноклина (зеленая область). Кроме того, в зоне подъема пикноклина формируется апвеллинговая струя экваториального направления (красная область), проходящая над потоком континентального склона и направленная к полюсу (синяя область). Возникающий при этом дефицит массы компенсируется подъемом по склону вод промежуточных слоев, создающих направленное к берегу течение. Одновременно формируется сильный фронт плотности, в котором термоклин резко поднимается к поверхности. С этим фронтом ассоциирован поток экваториального направления, ослабевающий с глубиной и далее меняющий направление своего движения на противоположное в нижней части над континентальным склоном.

Аномалии температуры поверхности океана, обусловленные подъемом вод, достигают 7°C , а горизонтальные градиенты – до 1°C на 15 км. Вертикальная составляющая скорости подъема вод оценивается в 20-30 м/сутки. Максимальная глубина, на которой апвеллинг влияет на стратификацию вод, достигает 200-300 м.

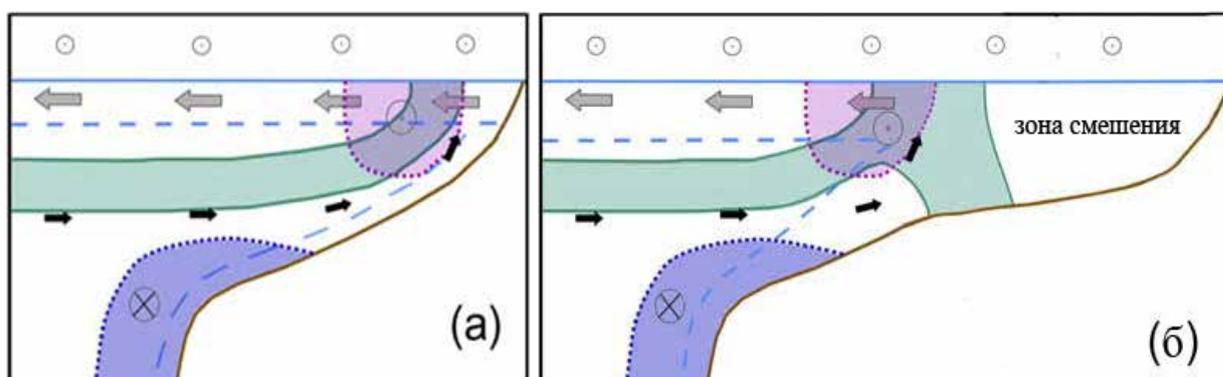


Рис. 5. Схема поперечного сечения апвеллинговой ячейки; классическая апвеллинговая циркуляция (а) и апвеллинговая циркуляция на широком шельфе (б) (Arístegui et al., 2009)

В целом, апвеллинговая циркуляция очень изменчива: она интенсифицируется, ослабляется или даже реверсирует в ответ на ветровые флюктуации (Arístegui et al., 2009). Определенное влияние на подъем вод оказывает и топография береговой линии, рельеф дна, ширина шельфа и ряд других факторов, которые определяют региональные особенности развития апвеллинга.

На рисунке 5 (б) представлена структура апвеллинговой ячейки, развивающейся на широком шельфе побережья Марокко. Здесь область, где вступают в контакт поверхностный и придонный экмановские слои и формируется апвеллинговая

циркуляция, располагается относительно мористее от побережья. Кроме того, на участках, находящихся южнее выступающих мысов, апвеллинг усиливается вследствие процессов дивергенции и локализации циклонических круговоротов.

Характерной чертой районов прибрежного апвеллинга является формирование узких, вытянутых в направлении, перпендикулярном береговой черте, “языков” холодной воды – так называемых филаментов. Хорошо известны и детально изучена структура филаментов, развивающихся вдоль побережья Марокко у м. Гир, м. Юби и м. Бохадор (Чернышков и др., 2005; Arístegui et al., 2009). В частности, возникновение филаментов у м. Юби и м. Бохадор обусловлено, по-видимому, присутствием квазистационарного циклонического круговорота к югу от Канарских островов. Воды апвеллинга вовлекаются в систему циркуляции этого вихря, формируя узкий (шириной около 10-20 км) западный поток на поверхности океана.

Считается, что апвеллинговые филаменты являются значимым фактором обмена между водами шельфа и открытого океана, значительно повышая экмановский вынос биогенов, взвешенного, растворенного, а также живого материала за пределы шельфа (Arístegui et al., 2009).

Сезонная изменчивость интенсивности прибрежного апвеллинга. Сезонная миграция метеорологических центров и соответствующее меридиональное перемещение зоны действия северо-восточного пассата – доминирующего фактора, обуславливающего развитие прибрежного апвеллинга – приводит к сезонному смещению области устойчивого подъема вод: в осенне-зимний период на юг, а весной и летом – на север (Берников и др., 2002).

На основе термического индекса апвеллинга (рис. 6) А.М. Сирота (2003) выделил три зоны, отличающиеся характером сезонной динамики подъема вод; граница этих зон совпадает с границами описанных выше районов, различающихся особенностями внутригодовой изменчивости северо-восточного пассата.

Первая зона – зона сезонного апвеллинга – располагается в северной части Марокканского подрайона между 26 и 32° с.ш.; наиболее интенсивный апвеллинг здесь отмечается в августе – октябре, когда североафриканская континентальная депрессия устанавливается над пустыней Сахара; однако индекс апвеллинга, по сравнению с другими зонами, не достигает высоких значений.

Вторая зона лежит в южной части Марокканского подрайона и ограничена

20 и 26° с.ш. – эта зона интенсивного круглогодичного апвеллинга с максимальными величинами в апреле-июне и сентябре-декабре.

Третья зона – зона сезонного апвеллинга – лежит в Мавритано-Сенегальском подрайоне южнее 20° с.ш. Здесь интенсивный апвеллинг происходит в зимний период (с декабря по апрель), в летний период апвеллинг отсутствует и побережье занято теплыми тропическими водами.

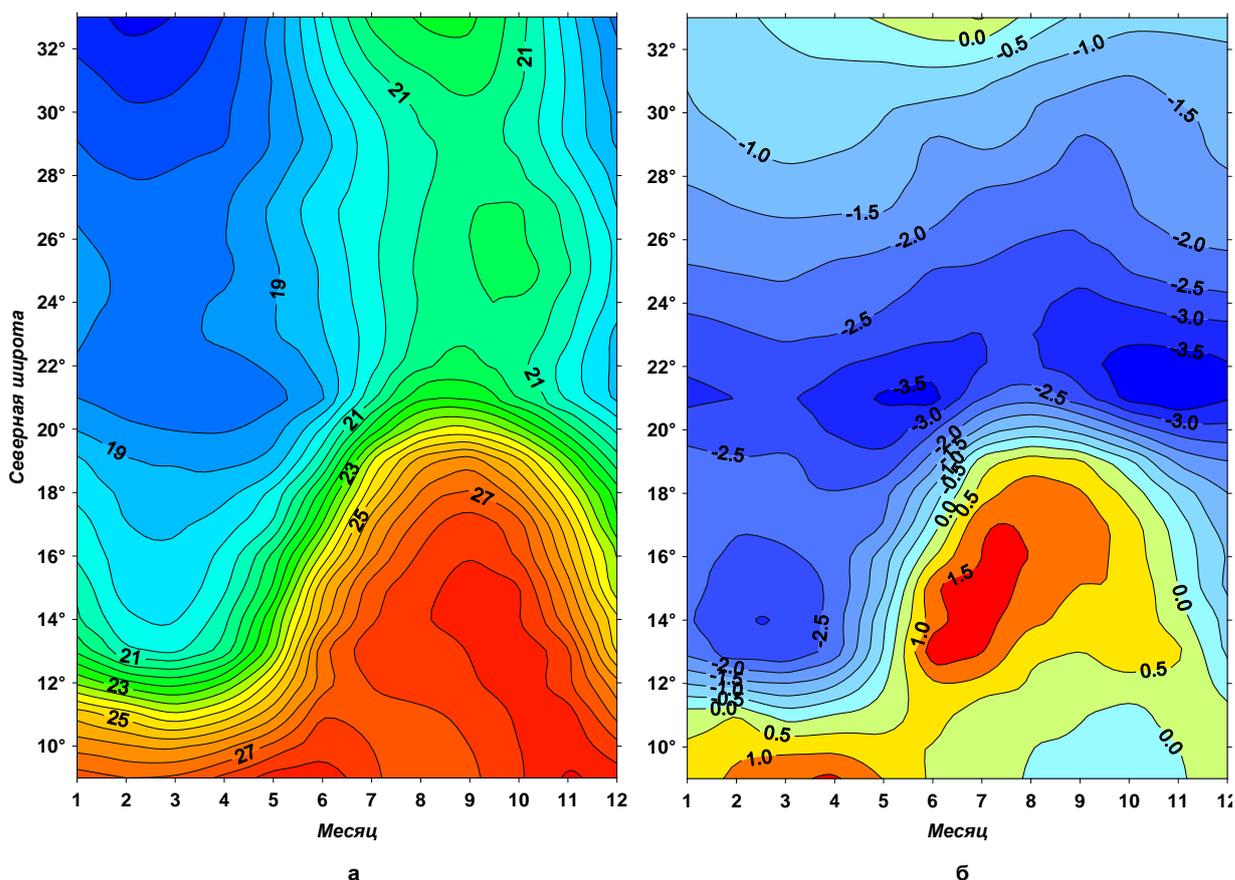


Рис. 6. Среднеголетнее пространственно-временное распределение температуры поверхности океана, °С (а) и индекса апвеллинга, °С (б) в прибрежной зоне Центрально-Восточной Атлантики (Сирота, 2003)

1.3.5. Гидрохимические условия и их сезонная изменчивость

С экологической точки зрения особенно важны те гидрохимические показатели, которые выступают как абиотические факторы, лимитирующие биопродуктивность в океане (Буркальцева, Пономарева, 1976; Раймонт, 1983; Духова, 2010). К ним относят, прежде всего, содержание азота, фосфора и кремния, которые, в связи с их значимостью, стали называть биогенными элементами. Азот и фосфор, как неотъемлемые участники всех без исключения метаболических процессов, не-

обходимы всем группам первичных продуцентов, а кремний, по-видимому, – только тем, которые формируют кремневые панцири (например, диатомовым водорослям).

В экосистеме Канарского апвеллинга центральные водные массы (Южная атлантическая, ЮАЦВ, и Северная атлантическая, САЦВ) и их модификации (Южная поверхностная (ЮПВ), Северная поверхностная (СПВ), апвеллинговые воды и воды Сенегало-Мавританского фронта) существенно отличаются друг от друга по содержанию основных биогенных элементов (рис. 7).

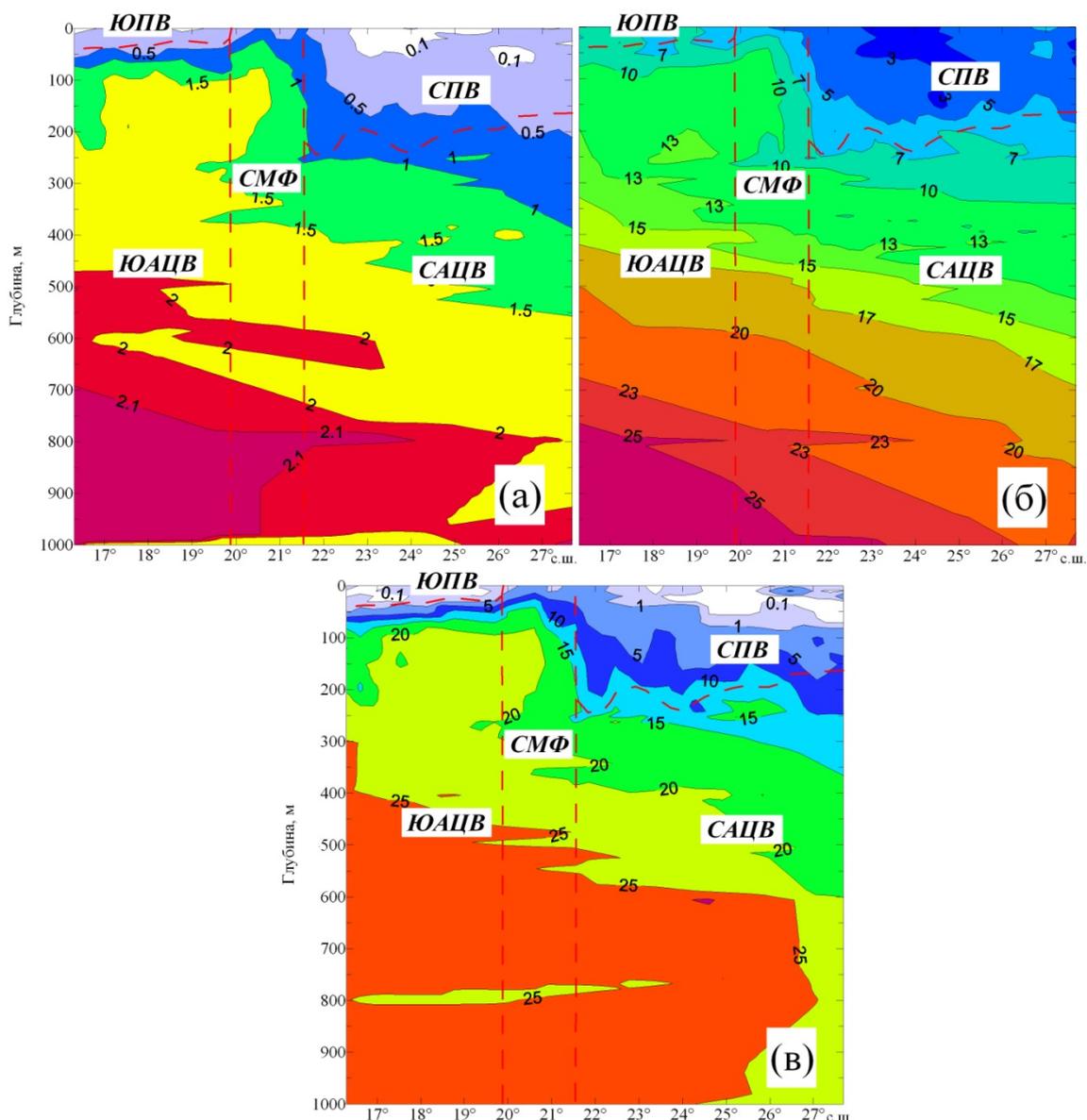


Рис. 7. Пространственное распределение минерального фосфора (мкг-ат./л) (а), кремния (мкг-ат./л) (б) и нитратного азота (мкг-ат./л) (в) вдоль побережья Марокко и Мавритании над глубинами 1000 м летом 2006 г. (Духова, 2010, с изменениями)

ЮПВ – Южная поверхностная, ЮАЦВ – Южная атлантическая центральная, СПВ – Северная поверхностная, САЦВ – Северная атлантическая центральная водные массы, СМФ – Сенегало-Мавританский фронт, - - - - граница между водными массами

С *САЦВ* в южном направлении поступают воды более соленые, с бóльшим содержанием кислорода, но менее насыщенные биогенами, а с *ЮАЦВ* в северном направлении движутся воды менее соленые, с меньшим содержанием кислорода и с бóльшим содержанием биогенных элементов (Духова, 2009 а, б). Так, в *САЦВ* в слое 200-500 м концентрация минерального фосфора возрастает с глубиной, в среднем, от 0,6 до 1,5 мкг-ат/л, кремния – от 5,8 до 13,6 мкг-ат/л и нитратного азота – от 6,6 до 16,5 мкг-ат/л. В *ЮАЦВ* содержание от минерального фосфора изменяется с глубиной от 1,2 до 2,0 мкг-ат/л, кремния – от 11,0 до 17,7 мкг-ат/л и нитратного азота от 19,5 до 25,5 мкг-ат/л.

ЮПВ, занимающая весь эуфотический слой на юге района Канарского апвеллинга и отделенная мощным термоклинном от подстилающей ее *ЮАЦВ*, заметно обеднена биогенами (см. рис. 7). Концентрация минерального фосфора здесь изменяется от 0 до 0,2 мкг-ат/л, концентрация кремния – от 7,0 до 8,0 мкг-ат/л, а концентрация азота – от аналитического нуля до 0,4 мкг-ат/л. *СПВ* также бедна биогенными элементами: концентрация минерального фосфора изменяется от поверхности до нижней границе распространения этой водной массы в диапазоне от 0 до 1 мкг-ат/л, кремния – от 2,0 до 7,0 мкг-ат/л и азота – от аналитического нуля до 13,0 мкг-ат/л.

В зоне взаимодействия вод северного и южного происхождения, где формируется Сенегало-Мавританский гидрологический фронт, интенсивно протекают процессы перемешивания, интрузии и переслаивания (Духова, 2010), что приводит к обогащению поверхностного слоя биогенами, поступающими с водами *ЮАЦВ*. В результате в эуфотической зоне на акватории фронта содержание минерального фосфора достигает 1,5 мкг-ат./л, кремния – 10,0 мкг-ат./л и нитратного азота – 15,0 мкг-ат./л.

И, наконец, апвеллинговая вода, занимающая прибрежные акватории севернее 20° с.ш., богата биогенами (концентрация минерального фосфора в среднем составляет 0,8 мкг-ат./л, кремния – 6,0 мкг-ат./л, нитратного азота – 7,0 мкг-ат./л), что обусловлено ее происхождением из промежуточных слоев *САЦВ*, трансформированной водами *ЮАЦВ*, приносимыми Канарским подповерхностным противотечением. По мере удаления от центра апвеллинга в эуфотической зоне в результате процесса фотосинтеза концентрация биогенных элементов быстро снижается.

1.4. Межгодовая изменчивость гидрологических условий

Межгодовая изменчивость крупномасштабных океанологических процессов, определяющих изменение свойств биотопа и, в целом, сукцессионные и флюктуационные перестройки всей экосистемы, привлекает пристальное внимание исследователей (Кудерский и др., 2000; Ottersen et al., 2001; Roy, Cury, 2003; Чернышков и др., 2005; Духова, 2009 а, б). В основу анализа перестройки экосистемы привлекаются, как наиболее полные и продолжительные во времени, данные термических условий, циркуляции вод, распределения водных масс и биогенных элементов, их взаимосвязь с глобальными атмосферными процессами. Все это вместе взятое используется для выявления закономерности изменчивости двух основных структурообразующих абиотических факторов – интенсивности прибрежного апвеллинга и адвекции вод южного происхождения.

1.4.1. Межгодовая изменчивость термических условий

Температура вод поверхностного слоя в районе Канарского апвеллинга является важнейшим интегральным показателем, отражающим одновременно интенсивность и направленность процессов апвеллинга и адвекции вод, включая *ЮАЦВ* (Ostrowski et al., 2008).

Анализ многолетних рядов температуры воды в слое 0-200 м, охвативший период с 1965 по 1996 гг., выявил колебания термических условий, происходящие на разных глубинах синхронно, но с угасающей амплитудой (Чернышков и др., 2005). В межгодовой изменчивости этого показателя в районе Канарского апвеллинга отмечается заметный положительный линейный тренд со скоростью увеличения температуры на поверхности, составляющей 0,05 и 0,07°С в год, соответственно.

1.4.2. Межгодовая изменчивость интенсивности апвеллинга

Как правило, периоды похолодания сопровождаются интенсификацией прибрежного апвеллинга, а периоды потепления, наоборот, его ослаблением. Так, начиная с середины 1950-х годов интенсивность апвеллинга росла, затем в начале 1960-х понизилась, а в конце 1960-х вернулась к своей среднеклиматической норме (Afri, 1984; Roy, Cury, 2003). В первой половине 1970-х годов интенсивность апвеллинга снова значительно выросла, в 1975-1976 гг. произошло небольшое его ос-

лабление, за которым последовал период новой активизации. Эта холодная климатическая эпоха с относительно высокой интенсивностью апвеллинга закончилась в 1979-1983 гг. Она сменилась теплой климатической эпохой с пиком пониженной интенсивности апвеллинга во второй половине 90-х годов и закончилась в середине 1998 г. (прилож., рис. 3). В конце весны – начале лета 1998 г. произошла резкая смена апвеллингового режима, и наступил период относительно стабильно интенсифицированного апвеллинга, продлившийся до конца 2007 г. (Кудерский, неопубликованные данные).

В целом, вместе с отмеченной общей тенденцией к потеплению поверхностного слоя вод, за период наблюдений с 1958 по 2003 гг. интенсивность апвеллинга проявляет тенденцию к снижению (Ould Taleb Ould Sidi, 2005). Однако динамика показателя интенсивности апвеллинга в более коротком временном масштабе свидетельствует о тенденции к его активизации за последние 20 лет (прилож., рис. 3), создающей благоприятные в гидрохимическом аспекте условия для повышения биологической продуктивности вод (Духова, 2010).

1.4.3. Межгодовая изменчивость горизонтальной циркуляции и распределения водных масс

Термические условия могут отражать, помимо выраженности процессов апвеллинга, еще и особенности горизонтальной циркуляции вод в системе взаимодействий Канарского течения и северной ветви Межпассатного противотечения. По-видимому, периоды потепления поверхностного слоя сопровождаются ослаблением Канарского течения и усилением северной ветви Межпассатного противотечения, а периоды похолодания, наоборот, – усилением Канарского течения и ослаблением северной ветви Межпассатного противотечения (Чернышков и др., 2005). Первая ситуация способствует повышению адвекции на север вод ЮАЦВ, несущих с собой в Марокканский подрайон воду с высокой концентрацией биогенов.

Межгодовую изменчивость взаимодействия вод в системе "Канарское течение – северная ветвь Межпассатного противотечения" наглядно иллюстрирует динамика положения Сенегало-Мавританского фронта (прилож., рис. 4). Аномально северное его распространение свидетельствует об интенсификации северной ветви

Межпассатного противотечения и усилении адвекции вод ЮАЦВ на север, а аномально южное – об обратном явлении.

В частности, в выборке, включающей данные за последние 20 лет, отмечается высокая внутригодовая и межгодовая изменчивость отклонений его широтного положения от среднемноголетней климатической нормы. Кроме того, заметный положительный линейный тренд указывает на межгодовую тенденцию к северному распространению Сенегало-Мавританского фронта и усилению проникновения вод ЮАЦВ.

Интересно отметить, что в годы развития Эль-Ниньо (1997-1998 и 2001-2002 гг.) происходит нарушение цикла сезонной миграции Сенегало-Мавританского фронта. В начале холодного сезона он относительно длительное время задерживается на севере в связи с интенсификацией северной ветви Межпассатного противотечения, а в конце холодного сезона стремительно занимает аномально южное свое положение в связи с резким ослаблением Межпассатного и интенсификацией Канарского течений. Как правило, такие изменения сопровождаются перестройками в режиме апвеллинга (прилож., рис. 3).

1.5. Общая характеристика основных биотических компонентов экосистемы Канарского апвеллинга

1.5.1. Фитопланктон

Альгофлора прибрежной части района Канарского апвеллинга отличается высоким видовым разнообразием и включает 591 вид (Семенова, 1976; Семенова, Кудерский, 2002). Большая часть таксонов принадлежит пиропитовым водорослям (отд. Dinophyta), особенно перидиниям – 250, что свойственно теплым тропическим районам. Второе место занимают представители диатомовых (отд. Bacillariophyta) – 183, третье – золотистых (отд. Chrysophyta) – 92, четвертое – зеленых (отд. Chlorophyta) – 39 (главным образом кл. Protococcineae - 27). Остальные таксоны малочисленны: Flagellatae – 11, Euglenophyta – 10, Cyanophyta – 5, Xantophyta – 1.

Флора вод представлена преимущественно неритическими видами. Фитопланктон шельфа, вследствие многообразия океанографических условий, характеризуется максимальным числом видов – 522. На континентальном склоне таксонов

меньше – 380, за счет выпадения в основном представителей отд. Bacillariophyta, Dinophyta, Chrysophyta.

Развитие растительного планктона в целом летом ($177,55 \pm 1,69$ млн.кл./м³) выше, чем зимой ($113,80 \pm 1,34$ млн.кл./м³) (Семенова, Кудерский, 2002). Суммарная численность растительного планктона в холодный и теплый сезоны в основном обуславливается развитием четырех таксономических групп: отд. Bacillariophyta, Dinophyta, Chrysophyta и сб. гр. Flagellatae.

Суммарная биомасса растительного планктона на шельфе и материковом склоне определяется диатомовыми водорослями, причем преимущественно крупноклеточными (более 10^4 мкм³) видами. Зимой биомасса флоры отд. Bacillariophyta возрастала в холодные годы (до 95%), а относительная биомасса водорослей отд. Dinophyta и Chrysophyta становится заметно ниже (до 20,5 и 3,4%, соответственно). Суммарная биомасса фитопланктона летом статистически недостоверно ниже ($382,55 \pm 30,0$ мг/м³), чем зимой ($407,99 \pm 35,1$ мг/м³).

Наиболее интенсивное развитие фитопланктона происходит в шельфовой зоне. Оно совпадает с положением максимумов первичной продукции и согласуется с флюктуациями апвеллинга. С возрастанием интенсивности подъема вод численность фитопланктона у м. Кап-Блан может достигать 95 млн. клеток в 1 м³ и биомасс 1100 мг/м³, тогда как в период низкой интенсивности апвеллинга биомасса фитопланктона не превышает 100 мг/м³.

Исследованиями С.Н. Семеновой (1975) установлено, что основными факторами, обуславливающими вертикальное распределение фитопланктона, являются глубина залегания слоя скачка температуры и временная устойчивость вертикальной стратификации водных слоев. При большой устойчивости и значении вертикального градиента температуры воды более $0,3^\circ\text{C}/\text{м}$, расположенного не глубже 40 м, основная масса водорослей, как правило, сосредотачивается над слоем скачка температуры: на шельфе в слое 0-25 м, над материковым склоном – глубже, в слое 0-50 м. При разрушении термоклина скопление фитопланктона отмечается на горизонте 50-100 м, или он равномерно распределяется до глубины 100 м.

1.5.2. Хлорофилл и первичная продукция

У побережья Марокко наиболее высокие величины первичной продукции планктона и содержания хлорофилла «а» приурочены к южной его части ($20^\circ 30'$ –

24°00') с максимумом у м. Кап-Блан (Александров, 2007). Летом 2004 г. в этой зоне содержание хлорофилла «а» в слое 0-100 м (дно) составляло 100-360 мг/м², а величина первичной продукции – 1,3-4,2 гС/м²·сут, что в 1,5–2,0 раза выше, чем на акватории севернее 24°с.ш. (рис. 8).

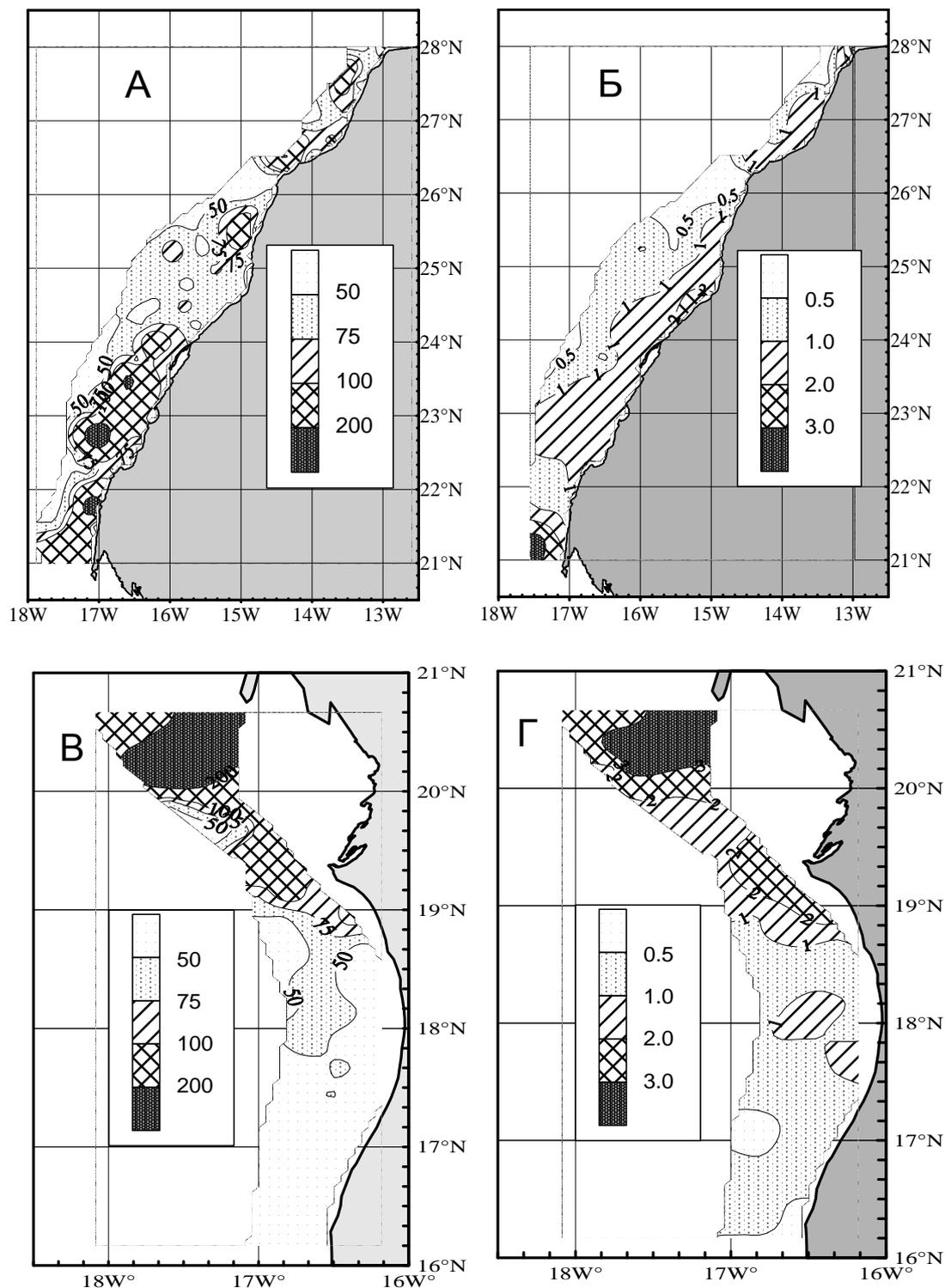


Рис. 8. Пространственное распределение концентрации хлорофилла «а», мг/м² (А, В) и первичной продукции, гС/м²·сут (Б, Г) в слое 0-100 м на акваториях ИЭЗ Марокко и Мавритании летом 2004 г. (Александров, 2007)

Севернее 24° с.ш. зоны интенсивного развития фитопланктона и повышенной первичной продукции имеют локальный характер и приурочены к очагам прибрежного апвеллинга.

У побережья Мавритании наиболее высокие величины хлорофилла «а» и первичной продукции наблюдаются на севере между м. Кап-Блан и м. Тимирис (20°30'–19°00' с.ш.). Летом 2004 г. содержание хлорофилла «а» в слое 0–100 м (дно) составляло 100–370 мг/м², а величина первичной продукции – 2,0–4,0 гС/м²·сут (см. рис. 8).

По-видимому, высокие показатели первичной продукции и содержания хлорофилла «а», отмечаемые в районе м. Кап-Блан как у побережья, так и мористее, обусловлены сочетанием действия круглогодичного прибрежного апвеллинга и локализованного здесь летом Сенегало-Мавританского фронта, обогащающего биогенами эуфотический слой в районе материкового склона.

Согласно классификации трофического статуса вод Мирового океана побережье Марокко можно оценить как высокопродуктивное с водами эвтрофного и гипертрофного типов (табл. 1). Самый южный участок у м. Кап-Блан (20°30' – 22°00' с.ш.), где происходит взаимодействие Северной и Южной атлантических центральных водных масс, на протяжении всего года характеризуется как гипертрофный район (Александров, 2007).

Таблица 1

Показатели трофического статуса вод Мирового океана (Моисеев, 1983 из: Александров, 2007)

Районы океана	Толщина слоя фотосинтеза, м	Первичная продукция	
		гС·м ⁻² ·сут ⁻¹	гСм ⁻² ·год ⁻¹
Дистрофные (внутренние части субтропических антициклональных круговоротов)	80±20	0,08	30
Олиготрофные (внешняя периферия субтропических антициклональных круговоротов)	55±10	0,30	110
Мезотрофные (внешняя периферия прибрежных вод, экваториальная зона)	37±10	0,55	200
Эвтрофные (шельф и материковый склон, зоны подъема вод)	25±5	1,00	365
Гиперэвтрофные (апвеллинги, эстуарии, наиболее продуктивные части на шельфе и материковом склоне)	8±2	2,16	790

1.5.3. Зоопланктон

Воды Канарского апвеллинга характеризуются очень высоким видовым богатством зоопланктона и населены практически всеми группами меро- и голопланктона: Polychaeta, Copepoda, Cladocera, Cirripedia, Ostracoda, Stomatopoda, Mysida, Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Euphausiacea, Decapoda, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda), Echinodermata, Chaetognatha, Cephalochordata, Siphonophorae, Tunicata (Appendicularia, Doliolida, Salpida), Pisces (икринки и личинки) (Гордеева, Шмелева, 1971, 1974; Петрова, 1971; Thiriot, 1978).

Основу планктона обычно составляют веслоногие ракообразные (Copepoda) (Гордеева, Шмелева, 1971; Жигалова, 1976; Fernández de Puelles, Garcia-Braun, 1996). В одной из первых фаунистических сводок, составленных по результатам исследований восточной части тропической Атлантики (в том числе и ограниченных участков на акватории района Канарского апвеллинга), указано 445 видов Copepoda (Гордеева, Шмелева, 1974). Собственно исследования экосистемы Канарского апвеллинга позволили идентифицировать на ее акватории 420 видов (Vives, 1982). В современных сводках указано 740 видов Copepoda (Razouls et al, 2005-2012).

Из этого большого списка только ограниченное число видов играет заметную роль в формировании фаунистического фона. Так, исследования вблизи Канарских островов показали, что только *Oithona plumifera* Baird, 1843, *Clausocalanus arcuicornis* (Dana, 1849) и *Temora stylifera* (Dana, 1849) встречаются здесь круглый год; *Acartia negligens* Dana, 1849 появляется весной и летом, а *Lucicutia flavicornis* (Dana, 1849) – осенью и отчасти зимой (Corral, 1970). Остальные виды отмечаются значительно реже.

В прибрежных апвеллинговых водах наиболее характерным видом является *Calanoides carinatus* (Krøyer, 1849). В безапвеллинговый период он обнаруживается в глубинных слоях в состоянии диапаузы на пятой копеподитной стадии (Vainbridge, 1960; Postel et al., 1995). В период апвеллинга этот вид поднимается вместе с апвеллинговыми водами к поверхности, где откармливается активно вегетирующими диатомовыми водорослями и приступает к размножению.

Кроме *C. carinatus*, важную роль играет и *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863). Его часто рассматривают как индикатор САЦВ, поскольку он активно развивается

севернее 21° с.ш. в тех апвеллинговых зонах, которые формируются в основном за счет этой водной массы (Vives, 1974; Postel et al., 1995). Напротив *C. carinatus* и, особенно, *Undinula vulgaris* (Dana, 1849) обнаруживаются преимущественно к югу от 21° с.ш. в апвеллинговых водах, сформированных за счет ЮАЦВ.

У побережья в период апвеллинга массовыми также становятся *Temora stylifera*, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Ctenocalanus vanus* Giesbrecht, 1888, *Metridia lucens* Boeck, 1865, *Acartia danae* Giesbrecht, 1889 и *Oncaea curta* G. O. Sars, 1916, а при отсутствии апвеллинга – *Nannocalanus minor* (Claus, 1863), *Neocalanus gracilis* (Dana, 1849), *Oithona frigida* Giesbrecht, 1902, *Rhincalanus cornutus* (Dana, 1849) и *Eucalanus subtenuis* Giesbrecht, 1888 (Vives, 1974; Thiriot, 1978).

Среди других групп зоопланктона эуфаузииды (особенно *Euphausia krohnii* (Brandt, 1851)), оболочники (главным образом *Thalia democratica* (Forskal, 1775)) и аппендикулярии не менее характерны для апвеллинговой зоны, где они иногда формируют обширные скопления высокой плотности (Гордеева, Шмелева, 1971; Andreu-Puyal, 1976; Thiriot, 1978).

Первые количественные оценки крупномасштабного распределения планктона в Атлантическом океане показали, что в Тропической области большие площади занимают воды с биомассой планктона менее 100 мг/м³ (Канаева, 1965). Однако вдоль западных берегов Африки узкой полосой тянется высокопродуктивная зона, где биомасса планктона в поверхностном слое составляет 250-500 мг/м³, а на отдельных участках (особенно в районе м. Кап-Блан) превышает 1000 мг/м³.

Дальнейшие исследования мезомасштабного распределения планктона в экосистеме района Канарского апвеллинга, проводимые в основном у м. Кап-Блан и в Сенегало-Мавританском районе, позволили установить, что наиболее плотные скопления зоопланктона приурочены:

– к зоне шельфа, где концентрация зоопланктона достигает 500 мг/м³ (Хромов, 1962 а, б) и 20 тыс. экз./м³ (Гордеева, Шмелева, 1971);

– мористее, к зоне Сенегало-Мавританского фронта, где обилие зоопланктона достигало 800 мг/м³ и 36 тыс. экз./м³ (Гордеева, Шмелева, 1971).

В целом, максимальное развитие зоопланктона наблюдается на периферии районов дивергенции водных масс, в районах квазистационарного апвеллинга, а также в зоне конвергенции вод северного (САЦВ) и южного происхождения

(ЮАЦВ), где максимум зоопланктона совпадает с зонами наибольшего развития фитопланктона (Гордеева, Шмелева, 1971; Жигалова 1976).

1.5.4. Пелагический ихтиоценоз

Экосистема Канарского апвеллинга, как и другие апвеллинговые экосистемы, характеризуется короткой пищевой цепью, вследствие чего отмечается высокий уровень продукции на ее верхнем трофическом уровне (Ryther, 1969). Такие условия среды обитания способствуют очень высокой численности и биомассе рыб-планктофагов неритической пелагиали (сардины *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), ставрид *Trachurus*, сардинеллы *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847, скумбрии *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782).

Расчеты суммарной биомассы пелагических видов рыб района Канарского апвеллинга, проведенные методом виртуально-популяционного анализа, показали, что в среднем за 1972-2000 гг. она составила порядка 6,9 млн т, причем в последние годы заметно повысилась почти до 9 млн т. Доминирующим видом была сардина, доля которой в общей биомассе достигала 52%. Наименьшая биомасса отмечена у скумбрии (11%) (Малинин и др., 2002). В целом, в последние годы международный вылов на акватории экосистемы Канарского апвеллинга достиг 2-2,5 млн т в год (рис. 9), причем наибольшее промысловое значение имеет побережье Марокко, где среднегодовой вылов достигает около 1,8 млн т (Heileman, Tandstad, 2009).

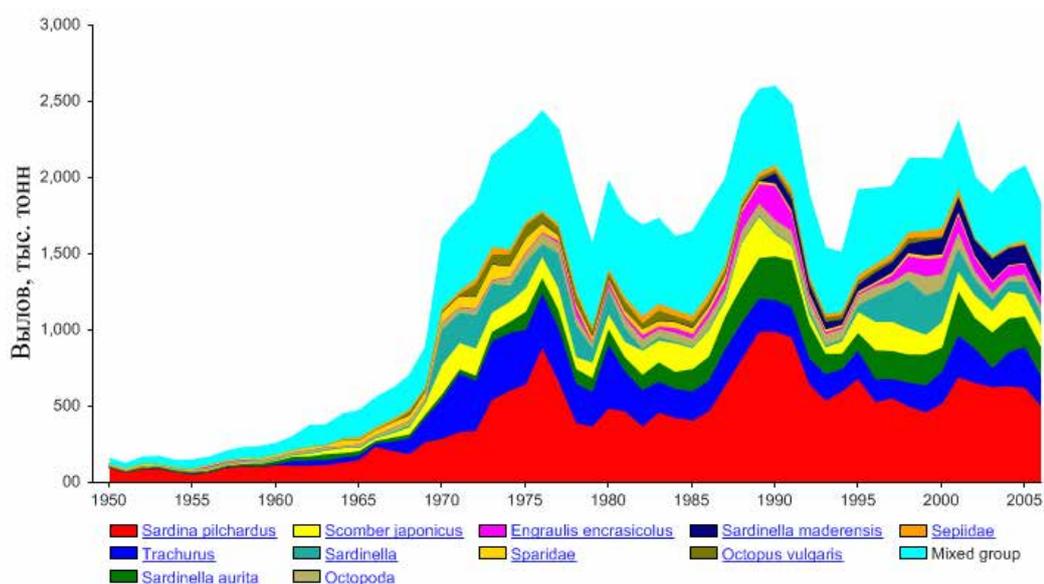


Рис. 9. Величина ежегодного вылова основных промысловых групп в районе Канарского апвеллинга (Heileman, Tandstad, 2009)

Вследствие особенностей океанологических условий на акватории Канарско-го апвеллинга промысловые пелагические виды сформировали относительно изолированные популяции («промысловые запасы»), различающиеся местами и сроками нереста и нагула (Доманевский, 1998), совершая нерестовые и нагульные миграции, а также сезонные перемещения, достигающие сотни миль и связанные с изменением термических условий (рис. 10).

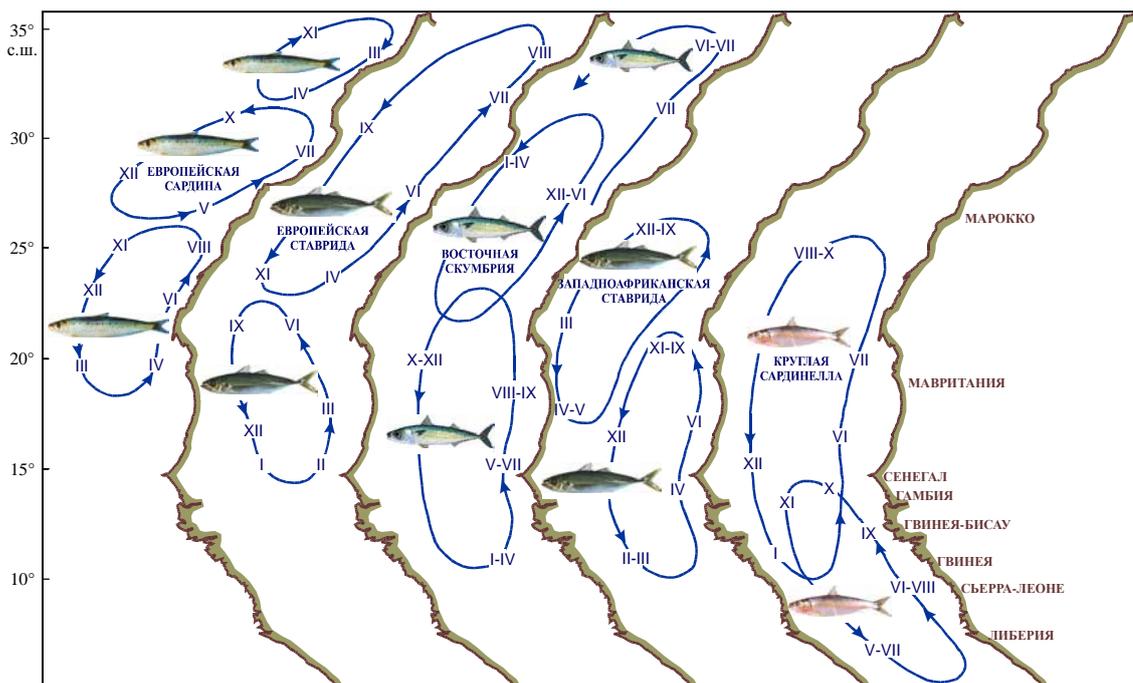


Рис. 10. Схемы миграций массовых пелагических рыб Центрально-Восточной Атлантики (Доманевский, 1998)

У побережья западной Африки выделено три широтно-зональных неритических ихтиоцена, географическое положение которых приблизительно совпадает с восточными перифериями прилегающих к континенту участков отдельных планетарных циклонических и антициклонических круговоротов Атлантики (Доманевский, 1998):

- круглогодичного пассатного апвеллинга (36-21°с.ш.);
- сезонного пассатного апвеллинга (21-12°с.ш.);
- сезонных локальных апвеллингов и распресненных вод (12°с.ш.-3°ю.ш.).

В ихтиоценозе круглогодичного апвеллинга обитают европейская сардина, европейская ставрида, восточная скумбрия и др. Южнее, в ихтиоценах сезонного апвеллинга, сезонного локального апвеллинга и распресненных вод обитают за-

падноафриканская ставрида, круглая и плоская сардинеллы, африканский каранкс, пелагида и др.

Таким образом, район Канарского апвеллинга – крупнейшая восточная пограничная высокопродуктивная экосистема Мирового океана, имеющая чрезвычайно важное хозяйственное значение. Основными источниками вод в ней служат относительно более соленая, холодная, но менее насыщенная биогенами Северная атлантическая и, в меньшей степени, Южная атлантическая центральные водные массы и их поверхностные модификации. 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.

Прибрежный апвеллинг и Сенегало-Мавританский гидрологический фронт – важнейшие океанографические явления, обеспечивающие обогащение эуфотического слоя биогенными элементами и значительное повышение биологической продуктивности и, в целом, обуславливающие гидрологические и экологические особенности всей экосистемы. 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 , численность и биомасса фитопланктона – 100 млн кл./м^3 и 400 мг/м^3 . Биомасса и численность мезозoopланктона достигают 800 мг/м^3 и 36 тыс. экз./м^3 , 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. В результате вся экосистема приобретает важнейшее промысловое значение: величина международного промыслового изъятия достигает 2,5 млн т в год.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Район исследований. Сбор материала

Материалом для исследования послужили пробы мезозоопланктона, собранные вдоль побережья северо-западной Африки в 200-мильных исключительных экономических зонах (ИЭЗ) Марокко и Мавритании в научно-исследовательских рейсах на судах «Атлантида» и «Атлантниро» (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 (Букатин и др., 2010).

Мезозоопланктонные сборы проводили систематически и, 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 (табл. 2). Исключение составили зима 1995/96 г., лето 2005 г., а также период с 2000 по 2002 гг., когда планктонные работы в районе не велись.

Таблица 2

Периоды сборов и количество собранного материала, использованного в работе

Название судна	№ рейса	Сезон сбора	Период съемки	Количество проб
“Атлантниро”	10	Зима 1993/94 г.	17.01-08.02.1994	85
“Атлантниро”	11	Лето 1994 г.	05.07-26.07.1994	64
“Атлантниро”	12	Зима 1994/95 г.	25.01-25.02.1995	75
“Атлантниро”	13	Лето 1995 г.	19.07-10.08.1995	65
“Атлантниро”	14	Лето 1996 г.	06.06-22.06.1996	43
“Атлантниро”	16	Зима 1996/97 г.	08.01-03.02.1997	68
“Атлантниро”	17	Лето 1997 г.	11.07-08.08.1997	83
“Атлантниро”	19	Зима 1997/98 г.	27.02-30.03.1998	55
“Атлантниро”	20	Лето 1998 г.	09.07-12.08.1998	59
“Атлантида”	21	Зима 1998/99 г.	27.03.99-25.04.1999	76
“Атлантида”	22	Лето 1999 г.	24.07-23.08.1999	60
“Атлантниро”	38	Осень 2003 г.	15.10-11.11.2003	47
“Атлантида”	36	Лето 2004 г.	Горизонтальный сбор: 04.07-30.07.2004	40
			Вертикальный сбор: 25.07-30.07.2004	55
“Атлантида”	37	Осень 2004 г.	24.11-29.12.2004	47
“Атлантниро”	47	Осень 2005 г.	25.11-16.12.2005	46
“Атлантида”	43	Лето 2006 г.	07.07-30.07.2006	37
“Атлантида”	45	Осень 2006 г.	25.11-16.12.2006	46
“Атлантида”	47	Лето 2007 г.	03.07-03.08.2007	42
“Атлантида”	48	Осень 2007 г.	11.11-23.12.2007	51
Итого:				1144

Основной полигон исследований находился в ИЭЗ Марокко и приурочен к району активного промысла (рис. 11). Зоопланктонные станции на полигоне располагались над глубинами 20-1000 м на параллельных широтно-ориентированных разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На каждом разрезе обычно выполнялось от 2 до 4 станций так, чтобы обеспечить максимальный охват полигона съемки. Площадь полигонов варьировала и определялась общими задачами и запланированной продолжительностью каждого научно-исследовательского рейса. Как правило, полигон исследования охватывал акваторию от м. Беддоуза до м. Кап-Блан (32-21° с.ш.). Только в 1994 г. он был шире и простирался от м. Спартел до м. Кап-Блан (36-21° с.ш.), а на летних съемках 2004 и 2006 гг., напротив, был сокращен и охватывал акваторию от м. Юби до м. Кап-Блан (28-21° с.ш.).

Пробы собраны в светлое время суток в поверхностном слое 0-100 м (дно) планктоносборщиком «БОНГО-20» на циркуляции путем ступенчато-косого траления на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м (по 2-3 мин на каждом горизонте), при скорости судна 2-3 узла в соответствии с методическим руководством (Носков и др., 1983). Такая методика сбора позволила провести в районе исследований практически полный облов неритической пелагиали и облов верхних 100 м океанической эпипелагиали.

Планктоносборщик «БОНГО-20» (малый), сконструированный МакГован и Браун (McGowan, Brown, 1966), имеет площадь раскрытия 0,03 м² (диаметр входного отверстия 20 см) и фильтрующие сито длиной 285 см из капронового газа №38 (размер ячеек 168 мкм); оснащен счетчиком объема профильтрованной воды. Он до сих пор широко используется в России и за рубежом для сбора зоо- и ихтиопланктона; в середине 1970-х годов был рекомендован к использованию Программой национальной службы морского рыболовства США по регулированию, оценке и прогнозированию морских ресурсов (MARMAP), а затем и ФАО (Posgay, Marak, 1980). По своим техническим характеристикам наиболее близок к рекомендованной ЮНЕСКО сети WP-2 (Горбатенко, Долганова, 2007). Его оснастка сетным полотном из газа №38 обеспечивает хороший облов мезозoopланктонной размерной группировки (Самышев, 1980).

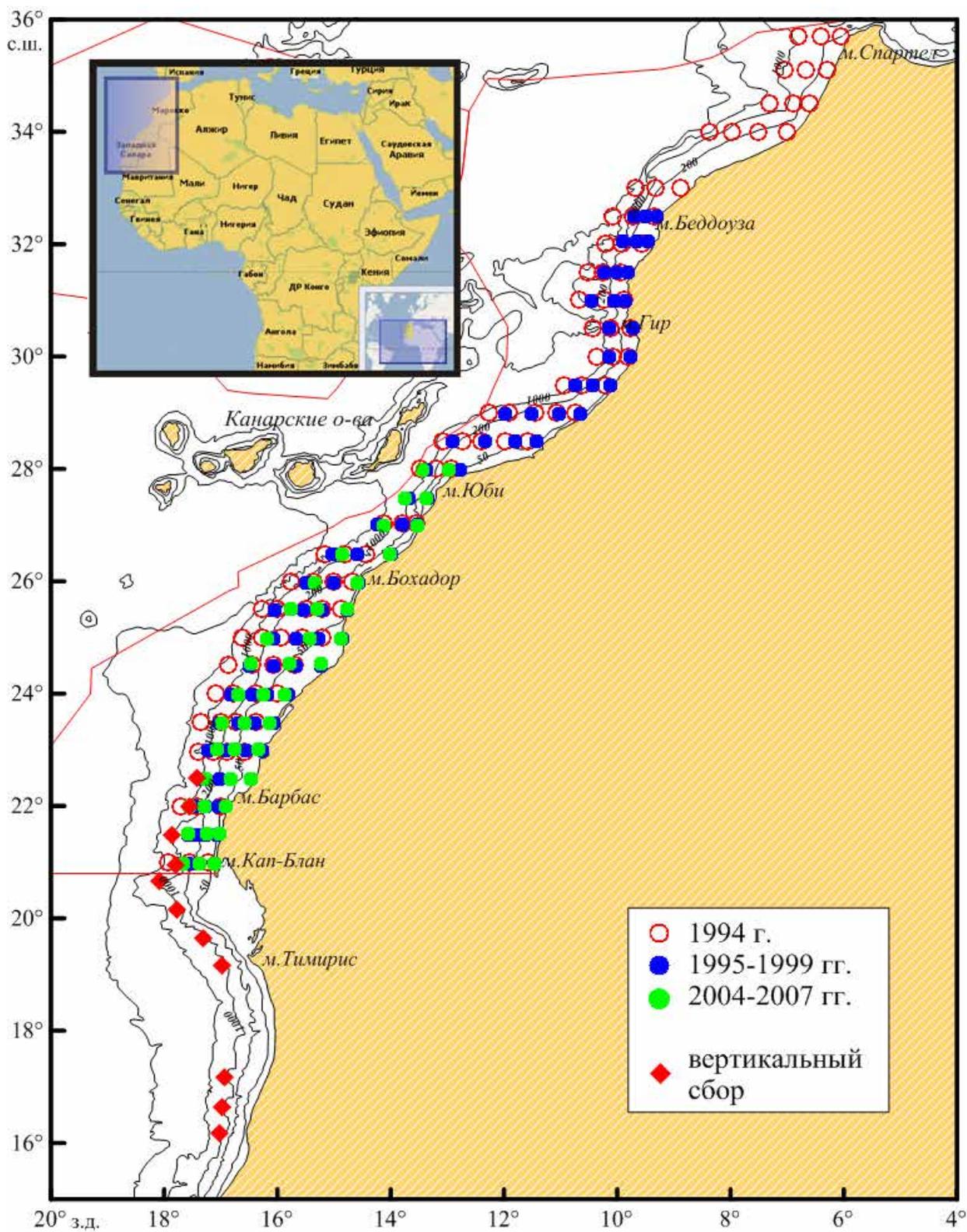


Рис. 11. Типовая схема расположения гидробиологических станций вдоль побережья Марокко и Мавритании

Кроме того, летом 2004 г. в ходе 36-го рейса СТМ «Атлантида» (см. табл. 2) в светлое время суток проведен вертикальный сбор проб мезозoopланктона обратноконической большой сетью Джели с площадью раскрытия $0,1 \text{ м}^2$ (диаметр входного отверстия 37 см) и фильтрующим конусом длиной 2,3 м из капронового сита №38 (размер ячеи 168 мкм) путем облова слоев 0-25, 25-50, 50-100, 100-200 и 200-500 м в соответствии с методическим руководством (Яшнов, Усачев, 1939; Современные методы..., 1983). Станции вертикального сбора совпадали с концевыми станциями гидрологических разрезов, располагались в океанической части над глубинами около 1000 м между $22^{\circ}30'$ и $16^{\circ}00'$ с.ш. вдоль побережья Марокко и Мавритании (рис. 11) и были приурочены к зоне взаимодействия Канарского течения и северной ветви Межпассатного противотечения, которая интересна своеобразием гидрологической структуры вод и имеет важное промысловое значение.

2.2. Обработка и первичный анализ материала

Пробы зоопланктона фиксировали 4% раствором формалина. В соответствии с рекомендациями (Инструкция..., 1971) при камеральной обработке целую пробу сначала просматривали под стереомикроскопом МБС-10 для отбора из нее крупных и редких организмов. Затем из пробы путем ее последовательного деления брали случайную выборку, содержащую не менее 300 организмов, и полностью ее анализировали (Киселев, 1969). Такая методика, несмотря на свою трудоемкость, позволяет более полно оценить качественный и с меньшей погрешностью количественный состав зоопланктона, содержащего в центрально-восточной Атлантике большое число редких и случайно встречающихся видов.

В представленных исследованиях использованы результаты обработки 1144 проб, собранных в 19 рейсах. Лично автором с участием инженера Т.Г. Корольковой, обеспечивавшей подготовку материала, обработано 364 пробы, собранные в период с 2004 по 2007 гг. Остальные пробы обработаны старшим научным сотрудником Н.Н. Жигаловой так же с участием инженера Т.Г. Корольковой.

При камеральной обработке проб основное внимание уделяли веслоногим (Copepoda) и ветвистоусым (Cladocera) ракообразным, представителей которых, по возможности, идентифицировали до вида с использованием определителей (Полевой определитель планктона, 1972; Полевой определитель планктона, 1976; Шувалов, 1980; Полевой определитель планктона, 1984; Сажина, 1985; Андронов, 2002;

Rose, 1933; Corral, 1972; Atlas del zooplankton..., 1981; Malt, 1983; Markhaseva, 1996; Bradford-Grieve, 1999). Меро- и голопланктонные организмы других таксономических групп определяли, как правило, до таксонов более высокого ранга, чем вид. Таксономическая принадлежность всех идентифицированных видов приведена в соответствие с современной синонимией, заимствованной из Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov>).

Результаты обработки проб занесены в электронную базу данных. Для дальнейшего статистического анализа применена программа, разработанная Н.Н. Жигаловой и Я.Ф. Бутович для системы управления базами данных FoxPro. С ее помощью выполнен автоматизированный расчет величин численности и сырой биомассы отдельных таксонов (в экз./м³ и мг/м³) на каждой станции в слое сбора (Лидванов и др., 2005).

При расчете величин сырой биомассы, за небольшим исключением, использованы формулы зависимости массы от длины тела организмов зоопланктона (прилож., табл. 1, 2). Часть их взята из работ (Некрасова, 1968; Грузов, Алексеева, 1970, 1971; Балушкина, Винберг, 1979), но большинство определено сотрудниками лаборатории гидробиологии АтлантНИРО (Грузов, Алексеева, 1968; Алексеева, 1969; Пужакова, 1972; Грузов, 1974).

Только у некоторых групп организмов (Ostracoda, Cirripedia, науплии и др.) масса тела при расчете приравнивалась к их объему, а объем определялся путем отождествления формы тела с одной или несколькими геометрическими фигурами: сфероидом, шаром, конусом, цилиндром и др. (прилож., табл. 2).

2.3. Оценка трофической структуры мезозoopланктона

Традиционно среди мезозoopланктона выделяют три трофические группы – фитофаги, эврифаги и хищники (Тимонин, 1969; Mouchline, 1998).

Однако результаты экспериментальных и полевых исследований рациона планктеров не укладываются в эту привычную классификацию, а свидетельствуют о более широком спектре способов добывания пищи, способности потреблять одновременно или в различные периоды пищу как животного, так и растительного происхождения, простейших, бактерий, свежий детрит (Turner, 1984 a). Нередко так называемые типичные растительноядные виды могут питаться только животной пищей, а виды, которые считаются хищниками, способны потреблять растительный

корм, инфузорий и бактерий. Оказалось, что различия в диете у разных видов *Sorepoda* обусловлены не столько их специализацией к пище того или иного происхождения, сколько размерами пищевых объектов и их доступностью (Петипа, 1981).

В связи с этим, по мнению ряда исследователей (Арашкевич, 1969; Петипа, 1981) в основу «экологической» классификации типов питания должна быть положена не только конкретная диета, а, прежде всего, особенности строения ротового аппарата, характер и способ питания, которые и определяют потенциальную способность потребления и усвоения объектов питания, различных по форме, размерам, происхождению, пищевой ценности и т.д.

В соответствии с указанными критериями предложена так называемая морфо-экологическая классификация, в соответствии с которой зоопланктеры делятся на три крупные трофические группы – *фильтраторы*, *организмы со смешанным типом питания* и *хвататели* (Арашкевич, 1969; Пастернак, 2009).

Детально эта классификация разработана для веслоногих ракообразных. Среди них *фильтраторы* характеризуются классическим максиллярным фильтрационным пищедобывательным аппаратом (Павлов, 2000) и способны отфильтровывать водоросли, простейших, бактерии, детрит, а некоторые могут потреблять науплии копепод, икру и личинок рыб. У организмов *со смешанным типом питания* в пищедобывательном аппарате одновременно более или менее развиты и фильтрационный и грасперный отделы, что позволяет животным отфильтровывать микропланктон, а также захватывать относительно крупных животных – ракообразных, полихет, личинок рыб и т.д. И, наконец, у *хватателей* в пищедобывательном аппарате фильтрационный отдел в значительной степени редуцирован или сильно видоизменен, тогда как грасперный отдел, наоборот, хорошо развит и активно функционирует. Несмотря на то, что *хвататели*, в отличие от фильтраторов, не способны фильтровать и формировать фильтрационные токи воды, помимо животной пищи многие из них потребляют и водоросли, и, по-видимому, лишь немногие являются настоящими хищниками как по строению пищедобывательного аппарата и способу добычи пищи, так и по рациону.

Исходя из вышесказанного, весь мезозоопланктон исследованного района разделен нами на три основные трофические группы: *фильтраторы*, *организмы со смешанным типом питания* и *хвататели* (прилож., табл. 1, 2). В пределах первой

трофической группы, в соответствии с А.Ф. Пастернак (2009), дифференцированы *тонкие фильтраторы*, в пище которых доминирует фракция 1-6 мкм, и *грубые фильтраторы*, в пище которых преобладают частицы 6-40 мкм. К первым относятся веслоногие ракообразные семейств Eucalanidae, Paracalanidae, Calocalanidae, Pseudocalanidae, ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris*, оболочники; а ко вторым – веслоногие ракообразные семейств Calanidae, Temoridae, Metridinidae, многие планктонные личинки, мизиды, некоторые моллюски и т.д.

В состав группы организмов со *смешанным типом питания* входят веслоногие ракообразные семейств Aetideidae, Scolecithricidae, Centropagidae, Lucicutiidae, Acartiidae и т.д., а также остракоды, некоторые амфиподы, декаподы и эуфаузииды.

Среди *хватателей*, по аналогии с Э.З. Самышевым (1971), который различал крупных и мелких хищников, выделены *крупные* и *мелкие хвататели*. *Крупные хвататели* преимущественно потребляют частицы размером более 250 мкм. К ним относятся те виды семейств веслоногих ракообразных, которых традиционно рассматривают как хищников, а также амфиподы, полихеты, стрекающие и гребневики, некоторые моллюски, хетогнаты и личинки рыб. К *мелким хватателям* принадлежат семейства веслоногих ракообразных из групп Cyclopoida, Harpacticoida, Pоеcilostomatoida, а также «хищные» ветвистоусые. Они способны потреблять частицы от нескольких десятков до нескольких сотен микрон (Turner, 1984 a, b), а некоторые из них, вероятно, даже способны захватывать и потреблять сброшенные домики аппендикулярий (сем. Oncaeidae) или высасывать пищу из мягкотелых животных – желетелых, крупных хетогнат (сем. Corycaeidae) (Miller, 2003).

2.4. Оценка биотопической структуры мезозoopланктона

При оценке биотопической структуры разные авторы (Хромов, 1973; Грузов и др., 1996) обычно используют классификацию планктона, предложенную еще Э. Геккелем в 1890 г., дополненную в 1961 г. Дж. Колбруком с соавторами (Киселев, 1969), а позднее детально обоснованную К.В. Беклемишевым (1969).

В соответствии с этой классификацией различают:

– *океанический планктон* (термин Э. Геккеля) обитает за пределами континентального шельфа и имеет независимые популяции в основных крупномасштабных круговоротах с первичными водными массами, и зависимые популяции во вторичных водных массах в нейтральных областях дивергенции и конвергенции

течений, в широтных зонах соприкосновения круговоротов, а также в течениях у западных берегов континентов, соединяющих нейтральные области на восточной периферии центральных водных масс;

– *неритический планктон* (термин Э. Геккеля) – это прибрежный планктон, обитающий в пределах континентального шельфа и адаптированный к прибрежным модификациям водных масс; часть видов этой группы относятся к меропланктону и поэтому нуждаются в небольших глубинах, а независимые популяции голопланктонных видов тяготеют к квазистационарным циркуляциям в горизонтальных или вертикальных плоскостях;

– *неритическо-океанический планктон* (промежуточный по терминологии Дж. Колбрука или дальне-неритический по терминологии К.В. Беклемишева) объединяет голопланктонные организмы, обитающие в промежуточной области или частично заходящие в ту или другую; по представлениям К.В. Беклемишева биотопами (станциями) их независимых популяций служат восточные и западные нейтральные области, а зависимые популяции населяют широтные течения, идущие от одной нейтральной области к другой; разница между неритическим и неритическо-океаническим группами планктона обусловлена размерами населяемых ими биотопов: у неритическо-океанических видов биотопы крупнее и вынесены далеко в океан.

Детальную классификацию планктона использовал Ф. Вив (Vives, 1982) при эколого-фаунистическом анализе веслоногих ракообразных, населяющих воды Центрально-Восточной Атлантики. Он разделил их на основе биотопической приуроченности на 5 групп: *строго неритические, неритические, неритическо-океанические, преимущественно океанические и океанические*.

В представленных исследованиях пространственно-временная изменчивость биотопической структуры мезозoopланктона оценивалась с использованием классификации Геккеля и Колбрука по распределению трех экологических групп Сорера – *неритической, неритическо-океанической и океанической* (прилож., табл. 1). Принадлежность каждого вида копепод к той или иной группе определена автором на основе данных Ф. Вива (Vives, 1982). Однако мы объединили в неритическую экологическую группу различаемые Ф. Вивом *строго неритические и неритические* копеподы, а также в океаническую экологическую группу *преимущественно океанические и океанические* копеподы.

2.5. Оценка батиметрической структуры мезозопланктона

Для анализа вертикального распределения и батиметрической структуры зоопланктона использована классификация М.Е. Виноградова (1968), выделившего три батиметрические группы планктонных организмов: поверхностные, интерзональные и батипелагические (прилож., табл. 1).

Считается, что поверхностные (термин К. Хуна (Chun, 1905)) или эпипланктонные (термин Г. Фаулера (Fowler, 1897) организмы обитают в продуцирующей поверхностной зоне в диапазоне глубин от 0 до 200 м. Батипелагические (в понимании И. Йорта (Murray et al., 1912)), или глубоководные, животные приурочены исключительно к глубинной потребляющей зоне и не поднимаются к поверхностной. А интерзональные виды (термин К. Хуна (Chun, 1905)) обитают как в поверхностных, так и в глубинных слоях и объединяют онтогенетических, сезонных и суточных мигрантов.

Принадлежность видов веслоногих ракообразных к той или иной группе определена на основе данных Ф. Вива (Vives, 1982) о батиметрической приуроченности копепод Центрально-Восточной Атлантики.

2.6. Оценка зоогеографической структуры мезозопланктона

При оценке конфигурации ареалов отдельных видов копепод в качестве теоретической основы положена концепция К.В. Беклемишева (1969) о функциональной структуре ареала планктонных организмов, базирующаяся на принципах динамической биогеографии. В соответствии с ней репродуктивные основы ареалов приурочены к водным массам, заключенным в замкнутые крупномасштабные круговороты течений. За пределами репродуктивной основы ареала в водах, покидающих круговорот, находятся зоны нестерильного и стерильного выноса.

Для океанических и неритическо-океанических видов использована типология ареалов К.В. Беклемишева (1969; 1973). Ареалы неритических видов соответствуют их распределению в пределах провинций шельфа Атлантического океана (Беклемишев и др., 1973; Несис, 1982). Типизация видовых ареалов выполнена путем сопоставления карт-схем географического распределения видов *Copepoda* (Razouls et al., 2005-2012) с типами ареалов (Беклемишев, 1969; Несис, 1982). Если вид распространен во всех биогеографических районах Мирового океана, то он рассматривался как космополит.

Отметим, что с использованием указанных карт-схем географического распространения видов Copepoda (Razouls et al., 2005-2012) невозможно выделить некоторые типы ареалов океанических и неритическо-океанических видов (например, периферические, переходные), а также зоны стерильного и нестерильного выноса. Поэтому в последнем случае распространение тропических видов за пределы субтропических круговоротов рассматривается нами только как вынос их в высокие широты (бореальную и/или нотальную зоны) без конкретизации типа выноса.

2.7. Статистический анализ материала

Статистическая обработка материала проводилась общепринятыми методами (Рокицкий, 1973; Тюрин, Макаров, 2003) в пакетах программ Microsoft Office Excel (Яковлев, 2005) и PRIMER 6 (Clarke, Warwick, 2001).

Некоторых из использованных методов детальнее описаны ниже.

Оценка частота встречаемости мезозоопланктона. Для оценки значимости отдельных видов и таксонов более высокого ранга в фауне мезопланктона применен показатель частоты встречаемости (F), который рассчитывалась как отношение количества станций, на которых встречен данный таксон (n), к общему количеству станций на данной съемке (N) (Баканов, 2005):

$$F(\%) = 100 \times \frac{n}{N} \quad (1)$$

При характеристике частоты встречаемости принята следующая шкала: константные таксоны – частота встречаемости более 50%, второстепенные – частота 25-50%, случайные – менее 25%. Статистическая достоверность средней частоты встречаемости данного вида определена с использованием стандартной ошибки среднего арифметического (m).

Информационно-статистический индекс Шеннона и выравненность Пиелу. Видовое разнообразие в экосистеме обычно рассматривают как функцию, учитывающую не только богатство видами (число входящих видов), но и равномерность распределения особей по видам (выравненность) (Песенко, 1982). В представленной работе видовое разнообразие оценено с использованием наиболее распространенного в гидробиологии информационно-статистического индекса Шеннона (H') (Алимов, 1989):

$$H' = - \sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}, \quad (2)$$

где n_i – численность i -го вида в сообществе,

N – общая численность всех видов в сообществе.

Этот индекс был разработан в 1948 г. К. Шенноном в рамках теории информации, а вскоре был адаптирован к экологическим системам Р. Мак-Артуром и Р. Маргалефом с теми допущениями, что разнообразие, или информацию, в биологической системе можно измерить так же, как и информацию, содержащуюся в коде или сообщении (Мэгарран, 1992). Сейчас индекс видового разнообразия Шеннона является одной из основных измеряемых характеристик сообщества и считается, что он соответствует сложности сообщества и отражает его структурно-функциональные характеристики, а также способ организации потоков вещества и энергии в нем (Бурковский, 2006).

При использовании в качестве показателя в основании логарифма величины «2» единица измерения индекса Шеннона носит название «бит». В этом случае величина самого индекса, как правило, колеблется в интервале от 1,5 – 3,5 бит/экз. и редко превышает 4,5 бит/экз. По данным А.Ф. Алимова (Алимов, 1989) максимальная величина индекса Шеннона в водных сообществах составляет 5 бит/экз.

Хотя, как мера неоднородности, индекс Шеннона учитывает выравненности видовых обилий, очень часто для наглядной оценки степени «полидоминантности» отдельно приводят показатель выравненности, предложенный Э. Пиелу в 1969 г. (Pielou, 1966; Бурковский, 2006) и представляющий собой отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному:

$$E = \frac{H'}{H'_{\max}} = \frac{H'}{\log_2 S}, \quad (3)$$

где E – индекс выравненности Пиелу;

H' – наблюдаемый индекс видового разнообразия Шеннона в сообществе;

H'_{\max} – максимальный индекс видового разнообразия при данном количестве видов S в сообществе.

Значение индекса Пиелу колеблется в диапазоне от 0 до 1, причем E , стремящееся к нулю, соответствует ситуации крайней степени монодоминантности в сообществах с относительно упрощенной организацией, а E , стремящееся к едини-

це, соответствует ситуации равного обилия всех видов в относительно сложно организованных сообществах. Считается, что этот индекс отражает тип распределения ресурсов в сообществе между потребителями (Бурковский, 2006).

Методы многомерного статистического анализа. Многомерный статистический анализ – это раздел математической статистики, включающий методы выявления характера и структуры взаимосвязей между компонентами исследуемого многомерного признака, характеризующегося большим количеством различных свойств. Эти методы дают возможность более лаконично объяснить природу анализируемой многокомпонентной структуры (Шитиков и др., 2005 а) посредством:

- снижения размерности многомерного пространства и перехода без существенной потери информации от первоначальной системы большого числа наблюдаемых взаимосвязанных факторов к системе существенно меньшего числа, возможно, скрытых (ненаблюдаемых) факторов, определяющих вариацию первоначальных признаков;
- разделения совокупности многомерных объектов на однородные или близкие классы.

В настоящее время эти методы относятся к числу интенсивно развивающихся и уже зарекомендовали себя при решении актуальных задач океанологии, гидробиологии и, в целом, экологии (Чернышков и др., 2003; Clarke, Warwick, 2001). В данной работе были использованы два метода многомерной статистики – кластерный анализ, как основа, и многомерное шкалирование, как дополнительный аппарат, привлеченный для подтверждения результатов кластеризации.

Кластерный анализ определяется как совокупность математических методов, предназначенных для формирования относительно «отдаленных» друг от друга групп «близких» между собой объектов по информации о расстояниях или связях (мерах близости) между ними (Статистический словарь, 1989). Этот анализ снабжает исследователя современными средствами классификации и типизации, разделяя множество объектов на ряд однородных подмножеств по признакам их сходства. В частности, в гидробиологии (Clarke, Warwick, 2001; Шурганова, Черепенников, 2011) кластерный анализ, как правило, применяют с целью:

- объединения результатов анализа материалов количественных сборов (проб) в группы (кластеры) со сходной видовой структурой (сходным составом и

соотношением видов); выделенным при этом кластерам разные авторы присваивают разный экологический статус (Шитиков и др., 2005 а), рассматривая их как более или менее изолированные группировки, ассоциации или сообщества;

– дальнейшего определения границ между этими кластерами и оценки пространственно-временной стабильности или изменчивости их структуры;

– определения стабильных в пространстве и времени комплексов (кластеров) совместно обитающих видов.

В представленных исследованиях кластерный анализ использован в первых двух указанных аспектах. Полученным в результате анализа кластерам присвоен экологический статус обособленных мезозoopланктонных сообществ, под которым мы понимаем, вслед за В.Н. Беклемишевым (1928), В.П. Воробьевым (1949) и К.Н. Несисом (1985), однородный комплекс видов, населяющий определенный биотоп и характеризующийся относительной устойчивостью структуры и количественных соотношений между отдельными его членами.

Этапы кластеризации. В проведении кластерного анализа можно выделить четыре последовательных этапа:

I этап – формирование множества классифицируемых объектов и множества признаков классификации. В качестве множества классифицируемых объектов и множества признаков классификации в работе использована матрица данных численности зоопланктона на станциях сбора проб, состоящая из p рядов (пробы – классифицируемые объекты) и n столбцов (список видов с их численностью – признаки классификации).

Перед кластеризацией, в соответствии с рекомендациями (Clarke, Warwick, 2001), исходная матрица подвергалась модификации: вначале стандартизации, а затем трансформации. Стандартизация (пересчет абсолютной численности видов в относительную) позволяет оценивать структуру зоопланктона, а не пространственную флюктуацию его численности. Трансформация снижает «вес» доминирующих и общих видов без существенной потери информации и повышает значимость субдоминирующих и редких видов, что имеет существенное значение при дальнейшем определении уровня сходства между пробами. Этот вид модификации представляет собой определенные арифметические преобразования значений матрицы данных: обычно используют извлечение корня квадратного, корня чет-

вертой степени и логарифмирование. В работе использована $\sqrt[4]{y}$ – трансформация (извлечение корня квадратного). Она относится к категории слабых преобразований и, по сравнению с остальными, не вызывает сильное снижение «веса» доминирующих и общих видов.

II этап – определение способа измерения сходства или подобия изучаемых объектов. Из многочисленных способов определения сходства, предложенных к настоящему моменту, самой распространенной в экологии является мера, которую в англоязычной литературе принято называть коэффициентом Брея–Кертиса (Clarke, Warwick, 2001), а в русскоязычной – индексом Чекановского (Песенко, 1982). Первое название все чаще вытесняет второе. Коэффициент Брея – Кертиса S_{jk} между j -той и k -той пробами рассчитывается по следующим двум алгебраически эквивалентным формулам:

$$S_{jk} = 100 \cdot \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})} \right) = 100 \cdot \frac{\sum_{i=1}^p 2 \min(y_{ij}, y_{ik})}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})}, \quad (4)$$

где y_{ij} – значение в i -том ряду и j -том столбце трансформированной и стандартизированной матрицы данных, т.е. численность (или любой другой меры обилия) для i -го вида в j -той пробе ($i = 1, 2, \dots, p; j = 1, 2, \dots, n$);

y_{ik} – значение численности i -го вида в k -той пробе.

Величина сходства выражена в процентах; $S_{jk}=0\%$ в случае, когда пробы j и k совершенно различны (полностью различен видовой состав и обилие видов) и $S_{jk}=100\%$, когда пробы j и k абсолютно сходны (сходен видовой состав и обилие видов).

III этап – выбор метода кластеризации как способа выделения подмножества из исходного множества объектов. Р. Кормак (Cormack, 1971), анализируя многообразие способов кластерного анализа, выделил пять групп методов кластеризации, среди которых в экологии наибольшую популярность приобрела иерархическая агломеративная кластеризация. Смысл этой процедуры заключается в следующем. Перед началом кластеризации все объекты считаются отдельными кластерами. На первом шаге алгоритма два наиболее сходных объекта объединяются в один кластер; общее количество кластеров при этом сокращается на 1. Этот ите-

ративный алгоритм длится до тех пор, пока все группы не объединятся в единый кластер.

На первом этапе алгоритма уровень сходства между объектами определяется в рассматриваемом случае на основе коэффициента Брея–Кертиса. На последующих шагах для определения сходства между кластерами более высокого иерархического порядка разработано несколько подходов. В гидробиологии чаще всего используют метод групповой средней связи, в котором мера сходства между кластерами устанавливается как взвешенное арифметическое среднее коэффициентов сходства между всеми парами объектов в них (Clarke, Warwick, 2001). Считается, что этот способ связывания наиболее сбалансирован по сравнению с другими аналогичными и дает умеренное число кластеров среднего размера, объединяющихся между собой на более поздних стадиях алгоритма.

IV этап – оценка качества классификации. Визуализированным результатом кластерного анализа является дендрограмма – специальный ординационный граф со структурой, состоящей из узлов и ветвей; на нем объекты, расположенные вдоль оси абсцисс, соединяются в узлах в соответствии с отложенным на оси ординат уровнем связи. По внешнему виду дендрограммы исследователь, как правило, методом проб и ошибок, выбирая необходимый уровень сходства, субъективно определяет количество обособленных кластеров, ища в результатах классификации содержательный смысл, естественные причины такого разделения и прогностическую ценность – это единственные критерии правильности классификации (Кафанов и др., 2004).

Сам по себе кластерный анализ не может и не должен давать каких-либо способов проверки статистических гипотез об адекватности полученных классификаций (Кафанов и др., 2004). Тем не менее, уже сейчас разработан ряд статистических тестов, позволяющих оценить структурную однородность выделяемых кластеров. В частности, в пакете программ PRIMER 6 в кластерный анализ интегрирован так называемый SIMPROF-тест и ANOSIM-тест. Математическая основа этих тестов описана в (Clarke, Gorley, 2006). Это перестановочные (пермутационные) тесты, которые оценивают вероятность существования внутренней структурной дифференцировки исследуемого набора проб. Результаты SIMPROF-теста отображаются на дендрограмме кластерного анализа в виде красных пунктирных

ветвей, объединяющих в общем узле группу объектов, характеризующихся внутренне недифференцируемой структурой. А результаты ANOSIM-теста дают в отдельном файле количественные данные анализа статистической достоверности различий между двумя кластерами.

Наконец отметим, что иерархическая природа кластеризации приводит к тому, что решения отнесения пограничных объектов к тому или иному кластеру могут быть до некоторой степени произвольными (Clarke, Warwick, 2001). Такие ситуации обычно возникают, когда пытаются разделить на дискретные кластеры систему объектов, обладающих в пространственном или временном аспекте континуальными свойствами. В связи с этим, даже в ситуации, когда объекты хорошо дифференцированы на группы, кластерный анализ рекомендуют использовать совместно с многомерным шкалированием. Согласованность результатов двух этих методов создает уверенность в адекватности обоих.

Многомерное шкалирование. М. Дейвисон (Дейвисон, 1988) определяет многомерное шкалирование как набор многомерных статистических методов, предназначенных для установления соответствия данных о близости различным пространственным моделям и для оценки параметров этих моделей. Иными словами процедура многомерного шкалирования изображает совокупность объектов в виде набора точек в пространстве небольшой размерности; при этом каждому объекту соответствует одна точка с определенными координатами, а расстояние между точками в этом пространстве, оцениваемое методами, минимизирующими искажение и погрешность, более или менее адекватно отражает исходное взаимоотношение между объектами (Терехина, 1986). В результате объекты, которым в исходной матрице соответствуют меньшие меры сходств, должны находиться далеко друг от друга, а объектам, которым соответствуют большие меры сходств, – близко. Такая ординация объектов в геометрическом пространстве дает возможность наглядного представления данных, удобного для визуального анализа, выявления скрытых признаков и свойств объектов.

При проведении многомерного шкалирования можно выделить четыре последовательных этапа, аналогичных таковым кластерного анализа:

I этап – формирование множества многомерных объектов. В качестве множества многомерных объектов использована та же стандартизированная и транс-

формированная матрица данных численности зоопланктона на станциях сбора.

II этап – определение способа измерения сходства или подобия изучаемых объектов. Как и в кластерном анализе, в качестве меры сходства между многомерными объектами (пробами) принят коэффициент Брея–Кертиса.

III этап – выбор метода многомерного шкалирования и мерности геометрического пространства. Среди разнообразия описанных, например в (Терехина, 1986; Дейвисон, 1988), методов многомерного шкалирования, наибольшую популярность приобрел неметрический метод Краскала. Именно он рекомендован в экологических исследованиях и интегрирован в пакете программ PRIMER 6. Главной особенностью метода является использование при нахождении координат объектов в геометрическом пространстве не количественных значений сходств между объектами, а рангового порядка сходства. Это снимает требование к данным в необходимости их подчинения многомерному нормальному распределению, т.е. позволяет анализировать как дискретные, так и категориальные данные, в которых порядок следования рангов сходств сохраняет исходный смысл.

Выбор мерности геометрического пространства, в котором в результате анализа объекты размещаются в соответствии с уровнями их сходства, исследователем выполняется произвольно. Обычно в экологии используют такие мерности, которые обеспечивают формирование зрительного образа «экологического пространства» наблюдений или свойств, а это достигается на двух- или трехмерных диаграммах (Шитиков и др., 2005 б). Необходимо иметь в виду, что трехмерные диаграммы дают меньшие искажения ординации, а двухмерные – большую наглядность.

IV этап – оценка качества результатов непараметрического многомерного шкалирования. В отличие от кластерного анализа, алгоритм многомерного шкалирования снабжен самостоятельным математическим аппаратом оценки качества ординации объектов в геометрическом пространстве. Для этих целей Краскал ввел функцию, названную стрессом, которая определяет степень соответствия между исходной матрицей сходств и расстоянием между точками в геометрическом пространстве. Не вдаваясь в детали расчета стресса, приведем только следующее эмпирическое правило оценки качества ординации на его основе (Clarke, Gorley, 2006):

- величина стресса $< 0,05$ свидетельствует о высоком качестве результатов ординации;
- величина стресса $< 0,1$ соответствует о хорошей ординации; более многомерные решения не будут давать дополнительной информации о структуре всей системы объектов;
- величина стресса $< 0,2$ все еще свидетельствует о полезности ординации в пространстве выбранной мерности, хотя при величинах, приближающихся к 2, уверенность в ее надежности снижается;
- при величинах стресса в диапазоне 0,2-0,3 результаты ординации необходимо рассматривать с большой долей скептицизма, и полностью отказываться от анализа при величинах, находящихся в верхней половине этого диапазона, особенно при использовании небольшого или среднего числа объектов (< 50);
- величина стресса $> 0,3$ свидетельствует, что точки практически произвольно размещены в пространстве выбранной мерности.

Таким образом, описанная методика сбора и анализа материала в полной мере обеспечивает реализацию поставленной в исследовании цели. Она дает возможность комплексно описать мезозоопланктон неритической пелагиали и океанической эпипелагиали побережья Марокко, позволяя охарактеризовать не только состав и структуру фауны, но и выявить обособленные сообщества, установить степень их устойчивости и стабильности, описать распределение, структуру, сезонную и межгодовую динамику. А использование материалов вертикальных сборов позволяет оценить вертикальное распределение и структуру мезозоопланктона в океанической эпи- и мезопелагиали как в районе основных исследований, так и южнее – в зоне взаимодействия Канарского течения и северной ветви Межпассатного противотечения.

Глава 3. СОСТАВ И СТРУКТУРА ФАУНЫ МЕЗОПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО

3.1. Фаунистический состав мезозоопланктона

В 1994-2007 гг. в пелагиали побережья Марокко над глубинами 20-1000 м в поверхностном 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. До вида определены только представители ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих (Copepoda) ракообразных.

Среди ветвистоусых ракообразных выявлено 7 видов: *Penilia avirostris* Dana, 1849, *Evadne spinifera* P. E. Müller, 1867, *Pseudevadne tergestina* (Claus, 1877), *Podon intermedius* Lilljeborg, 1853, *Podon leuckartii* (G. O. Sars, 1862), *Evadne nordmanni* Lovén, 1836 и *Pleopsis polyphemoides* (Leuckart, 1859). Среди веслоногих ракообразных идентифицировано 184 вида, а также 8 родов, представителей которых не удалось определить до вида (прилож., табл. 1).

Все представители крупных таксонов, а также виды ветвистоусых ракообразных типичны для вод побережья Марокко (Гордеева, Шмелева, 1971; Thiriot, 1978). Некоторые из них играют важную роль в структуре сообщества. Так, щетинкочелюстные, аппендикулярии и личинки десятиногих раков (Хромов, 1962 а, б; Гордеева, Шмелева, 1971) обычно формируют основу биомассы, а ветвистоусые *Podon intermedius* и *Evadne spinifera* часто являются субдоминантами (Лидванов, 2006). Кроме того, у некоторых представителей наблюдаются локальные вспышки численности, когда на ограниченной акватории они временно занимают доминирующее положение (например, *Penilia avirostris*) (Лидванов, 2006) или становятся кодоминантами (например, Gastropoda) (Лидванов и др., 2010).

Фаунистический список детально исследованной в представленной работе группы веслоногих ракообразных составил около 20% от списка Copepoda Центрально-Восточной Атлантики (Razouls et al., 2005-2012), и более 40% от списка Copepoda вод побережья Марокко (Vives, 1982). Такие различия наших результатов и литературных данных обусловлены, прежде всего, меньшей площадью исследо-

ванной нами акватории, ограниченной, кроме того, только эпипелагиалью. Именно поэтому подавляющее большинство видов, отсутствующих в нашем, но присутствующих в списке Ф. Вива (Vives, 1982), – океанические интерзональные или батипелагические. Среди поверхностных видов, представленных в списке Ф. Вива, нами не обнаружено только шесть видов. Четыре из них (*Calocalanus equalicauda* (Bernard, 1958), *Centropages caribbeanensis* Park, 1970, *Acartia discaudata* (Giesbrecht, 1882), *Corycaeus crassiusculus* Dana, 1849) редки в районе исследований (Razouls et al., 2005-2012). Оставшиеся два вида – неритические аркто-бореальные *Temora longicornis* (Müller, 1785) и *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853) – нередко приводили в своих работах другие авторы (Somoue et al., 2005), но наш целенаправленный поиск так и не позволил их обнаружить.

Сравнивая наш фаунистический список с двумя другими, интересно отметить, что в списке Ф. Вива (Vives, 1982) отсутствуют 16 видов (преимущественно, Clauso- и Paracalanidae), семь из которых, согласно нашим результатам, часто встречались в районе исследований. Кроме того, в обоих списках (Vives, 1982, Razouls et al., 2005-2012) нет двух обнаруженных нами видов (*Euchaeta paraconcinna* Fleminger, 1957 и *Paracalanus tropicus* Andronov, 1977).

Оба этих вида, судя по данным К. Разуля с соавторами (Razouls et al., 2005-2012), типичны для вод Южного крупномасштабного субтропического круговорота, а *P. tropicus*, судя по нашим данным, – еще и для вод побережья Марокко, где частота его встречаемости в отдельные годы достигала 25%. С учетом распределения *P. tropicus* в Южной Атлантике, его ареал можно рассматривать как широко-тропический, а слабую изученность объяснить недостаточной разработанностью систематики всего рода *Paracalanus*.

Другая существенная проблема, связанная с представителями рода *Paracalanus*, обусловлена неверной идентификацией давно уже 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 *Sopropoda* формировали океанические виды, среди которых поверхностные и интерзональные представлены практически в равном соотношении (табл. 3; прилож., 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.

Подобная биотопическая структура фауны веслоногих ракообразных побережья Марокко, в соответствии с которой количество неритических и неритическо-океанических видов на порядок меньше океанических, характерна и для других прибрежных районов Мирового океана (Жигалова, 2002; Hidalgo et al., 2010). Тем не менее, в марокканском районе, несмотря на доминирование океанической фауны по количеству видов, именно неритические широкотропические виды играют ключевую роль. Они не только формируют фаунистический фон района, представляя собой основу константной по частоте встречаемости группы, но и создают в высокопродуктивных прибрежных апвеллинговых водах и водах зоны Сенегало-Мавританского фронта основу численности и нередко биомассы. Причем три из них (*Paracalanus indicus*, *Oncaea curta* G. O. Sars, 1916 и *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889), как правило, выступают в роли структурообразующих кодоминантов (Грузов и др., 1996; Лидванов и др., 2010).

Батиметрическая структура фауны веслоногих ракообразных вод побережья Марокко свидетельствует не столько о доминировании здесь поверхностных, сколько о важной роли интерзональных видов (табл. 3).

В целом, известно, что группа интерзональных видов экологически неоднородна: в ней различают верхне-интерзональные виды, основные этапы, жизненного цикла которых привязаны к поверхностной зоне, и нижне-интерзональные виды, преимущественно связанные с мезопелагиалью, но совершающие активные суточные вертикальные миграции (Виноградов, 1968). Именно верхне-интерзональные виды преобладают среди представителей этой группы. Однако в дневное время суток в эпипелагиали нами были отмечены и нижне-интерзональные виды родов *Metridinidae*, *Rhincalanidae*, *Eucalanidae*, а также *Oncaea conifera* Giesbrecht, 1891.

Таблица 3

Биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая структуры фауны Сорерода 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% (8 видов)
				Тропический восточно-атлантический	2,2% (4 вида)
				Мавритано-лузитанский	1,1% (2 вида)
				Сомнительный	0,5% (1 вид)
Неритическо-океанический	14,7% (27 видов)	Поверхностный	12,5% (23 вида)	Широкотропический	8,7% (16 видов)
				Североцентральный	1,2% (2 вида)
				Южноцентральный	0,5% (1 вид)
				Аркто-бореальный	0,5% (1 вид)
		Интерзональный	2,2% (4 вида)	Широкотропический	1,2% (2 вида)
				Североцентральный	0,5% (1 вид)
				Южноцентральный	0,5% (1 вид)
Океанический	77,2% (142 вида)	Поверхностный	38,1% (70 видов)	Широкотропический	30,5% (56 видов)
				Космополитический	1,1% (2 вида)
				Южноцентральный	0,5% (1 вид)
				Сомнительный	1,6% (3 вида)
		Интерзональный	39,1% (72 вида)	Широкотропический	32,6% (60 видов)
				Североцентральный	1,6% (3 вида)
				Южноцентральный	0,5% (1 вид)
				Аркто-бореальный	0,5% (1 вид)
				Космополитический	3,9% (7 видов)

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 *Sopropoda* (рис. 12; прилож., табл. 1):

(1) аркто-бореальные виды с основной ареала, приуроченной к водам крупномасштабной циркуляционной системы северной Атлантики;

(2) широкотропические виды с основной ареала, биотопически приуроченной как к водам северного и южного крупномасштабных субтропических круговоротов, так и к водам околоэкваториальной зоны;

(3) тропические североцентральные виды с основной ареала, биотопически ассоциированной с водной массой северного крупномасштабного субтропического круговорота – с Северной атлантической центральной водной массой;

(4) тропические южноцентральные виды с основной ареала, приуроченной к водной массе южного крупномасштабного субтропического круговорота – к Южной атлантической центральной водной массе;

(5) виды-космополиты, распространенные во всех биогеографических районах Мирового океана.

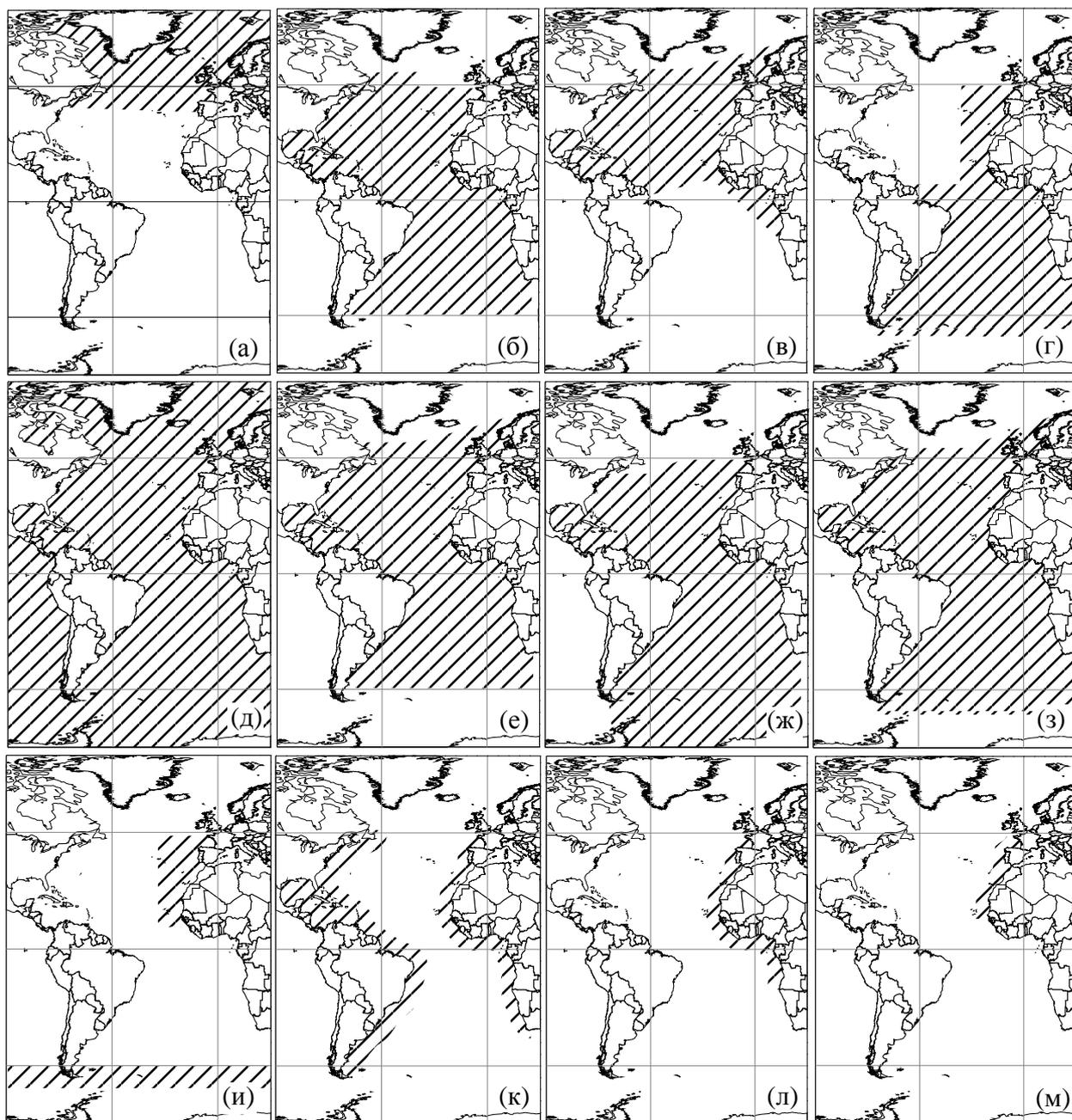


Рис. 12. Примеры типов ареалов видов *Copepoda*, населяющих воды побережья Марокко

Океанические и неритическо-океанические виды: (а) – аркто-бореальный *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765); (б) – широкотропический *Clausocalanus paululus* Farran, 1926; (в) – североцентральный *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863); (г) – южноцентральный *Calanoides carinatus* (Krøyer, 1849); (д) – космополит *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht, 1888; (е) – широкотропический *Scolecithrix bradyi* Giesbrecht, 1888, вынос в бореальную зону; (ж) – широкотропический *Farranula gracilis* (Dana, 1849), вынос в нотальную зону; (з) – широкотропический *Mecynocera clausi* I. C. Thompson, 1888, вынос в высокие широты; (и) – сомнительный ареал *Calocalanus plumatus* Shmeleva, 1965 .
 Неритические виды: (к) – широкотропический *Temora stylifera* (Dana, 1849); (л) – тропический восточно-атлантический *Diaxis pygmaea* (T. Scott, 1899); (м) – мавритано-лузитанский *Acartia grani* (G. O. Sars, 1904)

Среди неритических видов удалось выделить 3 группы копепод с разными типами ареалов (рис. 12; прилож., табл. 1):

(1) широкотропические виды, населяющие воды неритической пелагиали в пределах тропической и субтропической зоогеографических зон (40° с.ш. – 40° ю.ш.) как западной, так и восточной Атлантики;

(2) тропические восточно-атлантические виды, населяющие воды неритической пелагиали в пределах тропической и субтропической зоогеографических зон (40° с.ш. – 40° ю.ш.) восточной Атлантики;

(3) мавритано-лузитанские виды, населяющие воды неритической пелагиали в пределах субтропической и ниже-бореальной зоогеографических зон восточной Атлантики.

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 Copepoda была представлена преимущественно широкотропическими видами (80%), значительно меньше североцентральных видов (8%) и видов-космополитов (7%); и только четыре вида (*Calanoides carinatus*, *Undinula vulgaris* (Dana, 1849), *Temora turbinata* (Dana, 1849) и *Euchaeta paraconcinna*) имеют южноцентральный ареал, у двух видов (*Centropages typicus* Krøyer, 1849 и *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765)) основа ареала располагается в аркто-бореальной зоне, а три вида (*Calocalanus elegans* Schmeleva, 1965, *Calocalanus plumatus* Schmeleva, 1965 и *Calocalanus neptunus* Schmeleva, 1965) имеют сомнительный ареал (табл. 3, прилож., табл. 1). Более 40% широкотропических видов расширяют свой ареал за счет выноса в высокие широты.

Неритическая фауна копепод также была сформирована преимущественно широкотропическими видами; только 25% неритических видов имеют тропический восточно-атлантический ареал, и около 10% – мавритано-лузитанский ареал; *Acartia margalefi* Alcaraz, 1976 имеет сомнительный ареал (табл. 3; прилож., табл. 1).

Таким образом, полученная зоогеографическая структура (см. табл. 3) указывает, что основа фауны веслоногих ракообразных вод побережья Марокко сформирована видами с разными типами тропического ареала, что соответствует локализации района исследований в пределах субтропической географической зоны

(Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1973). Преобладание среди них широкоотропических видов также характерно для этой зоны (Беклемишев, 1969; Несис, 1982) и присуще не только фауне копепод, но и другим обитающим здесь эпи- и мезопелагическим животным: сальпам (Кашкина, 1974), щетинкочелюстным (Pierrot-Bults, 1976), эуфаузидам, кальмарам (Несис, 1982). Аналогичная закономерность обнаружена и для мезопелагической макропланктонной ихтиофауны субтропической зоны Северной Атлантики (Кукуев, 1984; Кукуев, Трунов, 2005).

Тропические североцентральные виды приурочены к доминирующей в районе исследований Северной атлантической центральной водной массе. Хотя количество этих видов было относительно небольшое (табл. 3; прилож., табл. 1), но среди них *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863) обычно играет существенную роль не только в фауне района, являясь константным видом, но и в структуре планктонного сообщества (Postel et al., 1995; Грузов и др., 1996; Лидванов и др., 2010). Кроме того, *Calanus helgolandicus* часто используют в качестве индикатора Северной атлантической центральной водной массы (Владимирская, 1973; Postel et al., 1995).

Тропические южноцентральные виды, биотопически связанные с водами Южной атлантической центральной водной массы, были менее значимы в фауне побережья Марокко (табл. 3, прилож., табл. 1). Из них *Undinula vulgaris*, указанная в других фаунистических списках (Vives, 1982; Razouls et al., 2005-2012), и особенно *Euchaeta paraconcinna*, не отмеченная в этих списках, встречены единично на юге области в районе м. Кап-Блан. Очевидно, эти виды нетипичны для исследованного района и, вероятно, проникают сюда со смешанными водами Сенегало-Мавританского фронта. В отличие от них, *Temora turbinata*, хотя и является случайным видом, встречающимся, в среднем, на 10% исследованной акватории, но, в то же время, он играет важную роль в структуре сообществ, дифференцирующихся в районе м. Кап-Блан (Глушко, Лидванов, 2012). А южноцентральный *Calanoides carinatus*, несмотря на биотопическую связь с водами Южной атлантической центральной водной массы, – типичный для побережья Марокко константный вид, играющий заметную роль в структуре зоопланктонного населения (Грузов и др., 1996; Hernández-León et al., 2007). Вопрос о структуре популяции этого вида остается открытым и, вероятно, в водах побережья Марокко формируется его зависи-

мая нестерильная популяция, распространению которой на север способствует Канарское подповерхностное течение (Postel et al., 1995).

И наконец, аркто-бореальные виды, биотопически связанные с водами циклонической высокоширотной системы, еще менее значимы в зоогеографической структуре фауны района. Только два вида – *Calanus finmarchicus* и *Centropages typicus* – единично встречались на севере акватории и, вероятно, проникали сюда из бореальной области с водами Канарского течения.

Как было отмечено, более 40% широкотропических видов веслоногих ракообразных распространены далеко за пределы субтропических круговоротов. Такой вынос широкотропической фауны и в бореальную зону северо-восточной Атлантики и в нотальную зону Южного океана описан не только у копепод, но и у других зоопланктеров, в том числе и макропланктонных мезопелагических рыб (Кашкина, 1974; Pierrot-Bults, 1976; Кукуев, 1984; Кукуев и др., 2000; Кукуев, Трунов, 2002). Однако вопрос о статусе этих популяций требует специальных исследований, включающих оценку популяционной структуры и функциональной структуры их ареалов. Во всяком случае, в пользу стерильного выноса широкотропических веслоногих свидетельствует мнение К. Разуля с соавторами (Razouls et al., 2000). Они считают, что в Южном океане эти виды из-за физиологического стресса, обусловленного низкими температурами и недостатком пищевых ресурсов, хотя и выживают, но не проходят всех стадий жизненного цикла.

В целом, в аспекте зоогеографического районирования, судя по полученным результатам, структура фауны копепод отвечает 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 доминируют виды с широкотропическими ареалами, а также присутствуют североцентральные и, в меньшей степени, южноцентральные и аркто-бореальные виды, соответствует положению побережья Марокко в пределах центральной провинции тропической области (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1977). Кроме того, особенности зоогеографической структуры неритической группировки, в которой присутствуют виды с мавритано-лузитанским типом распределения, придают побережью Марокко зоогеографический статус Мавританской провинции (Несис, 1982).

3.4. Частота встречаемости таксонов мезозoopланктона

На исследованной акватории среди представителей крупных константных таксонов (за исключением *Scoropoda* и *Cladocera*) практически повсеместно были распространены щетинкочелюстные, меньшую частоту встречаемости имели личинки десятиногих раков и аппендикулярии (табл. 4).

Таблица 4

Частота встречаемости крупных таксонов мезозoopланктона (за исключением *Scoropoda*) и видов *Cladocera* вод побережья Марокко

Группа	Таксон	Частота встречаемости, % ± m
Константные	Chaetognatha	90,1±1,9
	Decapoda	81,5±3,9
	Appendicularia	75,0±2,5
	Euphausiacea	67,0±3,9
	Pisces (личинки)	64,7±4,1
	Pisces (икринки)	55,0±3,7
	Gastropoda	51,0±4,1
Второстепенные	<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	44,6±5,0
	<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	40,6±4,7
	Ostracoda	40,0±3,0
	Polychaeta	39,8±3,5
	Bivalvia	33,9±3,9
	Doliolida	31,4±4,0
	Siphonophorae	31,3±2,3
	Amphipoda	30,8±3,6
	Mysida	27,2±4,2
	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	26,7±5,4
Cirripedia (личинки)	26,2±2,8	
Случайные	Salpida	14,6±2,9
	<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	13,1±3,3
	<i>Pseudevadne tergestina</i> (Claus, 1877)	12,8±2,8
	<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836	12,0±3,3
	Isopoda	6,5±1,2
	Cephalopoda	3,4±1,0
	Cephalochordata	3,1±1,0
	Cumacea	2,0±0,5
	Echinodermata (личинки)	0,8±0,5
	Stomatopoda	0,8±0,3
<i>Podon leuckartii</i> (G. O. Sars, 1862)	0,6±0,2	

На 60% акватории встречались эуфаузииды, личинки и икринки рыб и на 50% – брюхоногие моллюски. Представители других восьми крупных второстепенных таксонов отмечены на 30-40% акватории. Среди случайных таксонов саль-

пы отмечены на 15% акватории, равноногие ракообразные – на 7%, а головоногие, ланцетники, кумовые и ротонogie ракообразные встречались единично.

Среди ветвистоусых ракообразных *Evadne spinifera* и *Podon intermedius* обнаружены, в среднем, на 40% акватории, а *Penilia avirostris* – на 25% акватории (табл. 4). Остальные виды встречались реже, а *Podon leuckartii* отмечен единично.

Из 184 видов веслоногих ракообразных только 12 – константные, распространявшиеся более чем на половине исследованной акватории и формировавшие ее фаунистический фон (табл. 5). Основу этой группы создавали поверхностные неритические широкотропические виды.

В состав группы второстепенных таксонов вошло всего 14 видов веслоногих, два из которых – неритические (*Oithona nana* Giesbrecht, 1892 и *Corycaeus giesbrechti* F. Dahl, 1894), а остальные – поверхностные широкотропические океанические или неритическо-океанические; только *Lucicutia flavicornis* (Claus, 1863) – типичный интерзональный вид (табл. 5).

В группу случайных таксонов вошло 158 видов веслоногих ракообразных (прилож., табл. 3). Это преимущественно океанические (83%), поверхностные (54%), широкотропические (74%) виды. Из них 28 видов встречались в течение всего периода наблюдений (например, *Corycaeus typicus* (Krøyer, 1849), *Candacia armata* (Boeck, 1872), *Heterorhabdus papilliger* (Claus, 1863)); 49 видов отмечены более чем в половине наблюдений (*Pleuromamma xiphias* (Giesbrecht, 1889), *Centropages violaceus* (Claus, 1863), *Paracalanus nanus* (G. O. Sars, 1907) и др.), а 59 видов – менее чем в половине наблюдений (*Neocalanus robustior* (Giesbrecht, 1888), *Parvocalanus crassirostris* (F. Dahl, 1894), *Corycaeus furcifer* Claus, 1863 и др.).

Другие виды зафиксированы единично и имели частоту встречаемости менее одного процента (например, *Calanus finmarchicus*, *Gaetanus tenuispinus* (G. O. Sars, 1900), *Euchaeta paraconcinna*).

В целом, сравнение полученных результатов (табл. 5, прилож., табл. 3) с результатами исследований, проведенных здесь ранее (Грузов и др., 1996), свидетельствует, что состав константных, второстепенных и случайных таксонов, остался неизменным на протяжении, по крайней мере, пятнадцати лет. Более того, частота встречаемости основных видов веслоногих ракообразных у побережья Марокко в значительной степени соответствует частоте их встречаемости в прибрежных

районах всего Североатлантического субтропического круговорота (Хромов, 1973). Все это указывает на высокую пространственно-временную устойчивость распределения фауны мезозoopланктона в районе исследований.

Таблица 5

Частота встречаемости константных и второстепенных видов *Sopropoda*, 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> Wolfenden, 1905	Н.	П.	ШТ.	93,5±1,4
	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	Н.	П.	ШТ.	88,8±2,5
	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	Н.	П.	ШТ.	87,0±1,1
	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	Н-О.	П.	ШТ.	85,8±1,9
	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	Н.	П.	ШТ.	78,9±2,1
	<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus, 1863)	Н-О.	Инт.	СЦ.	74,9±4,0
	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	63,9±4,0
	<i>Oithona brevicornis</i> Giesbrecht, 1891	Н-О.	П.	СЦ.	62,9±2,1
	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	60,4±2,2
	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	Н.	П.	ШТ.	57,8±3,6
	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	53,2±4,0
	<i>Clausocalanus jobei</i> Frost and Fleminger, 1968	Н-О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	50,8±3,2
	Второстепенные	<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1892		Н.	П.	ШТ.	49,1±4,3
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888		Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	47,7±3,3
<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)		О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	41,9±1,3
<i>Farranula rostrata</i> (Claus, 1863)		Н-О.	П.	ШТ.	38,9±3,2
<i>Mecynocera clausi</i> I. C. Thompson, 1888		О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	36,8±2,9
<i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926		О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	35,7±4,0
<i>Corycaeus latus</i> Dana, 1849		О.	П.	ШТ.	32,2±2,0
<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)		Н-О.	П.	ШТ.	31,3±4,4
<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889		О.	П.	ШТ.	30,1±2,8
<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht, 1888		Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	30,1±3,2
<i>Clausocalanus paululus</i> Farran, 1926		О.	П.	ШТ.	27,1±3,4
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)		О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	26,3±2,6
<i>Corycaeus giesbrechti</i> F. Dahl, 1894		Н.	П.	ШТ.	25,0±1,6

Таким образом, мезозоопланктона побережья Марокко населен типичными для экосистемы Канарского апвеллинга меро- и голопланктонными организмами, относящимися к 23 крупным таксонам. Среди ветвистоусых ракообразных идентифицировано 7 видов, среди веслоногих – 184 вида и 8 родов. Впервые обнаружены два вида веслоногих ракообразных (южноцентральный вид *Euchaeta paraconcinna* и широкотропический вид *Paracalanus tropicus*), отсутствующие в других фаунистических списках района.

Фауна Copepoda сформирована преимущественно океаническими видами, среди которых поверхностные и интерзональные виды представлены в равном соотношении. Неритическо-океанические виды менее значимы и представлены преимущественно поверхностными формами.

Океанические и неритическо-океанические веслоногие ракообразные представлены видами с разными типами тропического ареала: преимущественно широкотропическими и, в меньшей степени, северо- и южноцентральными. Неритические Copepoda представлены наименьшим количеством видов, но именно неритические широкотропические виды создают фаунистический фон района.

Случайно встречающиеся океанические и неритическо-океанические виды аркто-бореального происхождения не играют заметной роли ни в зоогеографической структуре фауны копепод, ни в структуре сообществ мезозоопланктона. Неритические аркто-бореальные виды не обнаружены.

Зоогеографический статус Марокканского побережья района Канарского апвеллинга многовариантен. С одной стороны, особенности биотопической структуры соответствуют положению этого района в пределах Канарского переходного района. С другой стороны, зоогеографическая структура океанической группировки отвечает его локализации в пределах центральной провинции тропической области. Кроме того, особенности зоогеографической структуры неритической группировки придают побережью Марокко статус Мавританской провинции.

Оценка частоты встречаемости представителей фауны показала, что состав групп константных, второстепенных и случайных таксонов консервативен. Более того, частота встречаемости наиболее изученных видов веслоногих ракообразных в значительной степени соответствует их встречаемости в прибрежных районах всего крупномасштабного Североатлантического субтропического круговорота. Это указывает на высокую пространственно-временную устойчивость распределения фауны.

Глава 4. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА ПОБЕРЕЖЬЯ МАРОККО

4.1. Ценотическая структура мезозоопланктона

Результаты кластерного анализа и многомерного шкалирования стандартизированных и трансформированных данных численности таксонов мезозоопланктона, полученных в 1994-2007 гг. (прилож., рис. 5-23), показали, что на протяжении всего периода исследований стабильно выделялись два крупных основных кластера мезозоопланктона I и II и эпизодически один (III) или два (III и IV) небольших дополнительных кластера.

Крупные основные кластеры I и II имели относительно низкую степень внутреннего сходства видовой структуры, в среднем составляющую около 50% (табл. 6). Это свидетельствует о высокой неоднородности и мозаичности распределения мезозоопланктона в пределах занятых ими акваторий (Clarke, Warwick, 2001). Более или менее выраженных сезонных различий этого показателя не отмечалось.

Таблица 6

Сходство видовой структуры в пределах основных кластеров I и II и различия видовой структуры между основными кластерами I и II по результатам SIMPER-анализа в PRIMER[®] 6

Период исследований	Степень сходства в пределах кластеров, %		Степень различия между кластерами, %
	кластер I	кластер II	
Лето 1994 г.	48,9	48,5	68,4
Лето 1995 г.	43,8	48,3	66,8
Лето 1996 г.	48,8	49,0	65,0
Лето 1997 г.	53,6	58,7	57,8
Лето 1998 г.	51,8	46,0	79,5
Лето 1999 г.	47,0	48,1	70,1
Лето 2004 г.	55,1	55,5	65,2
Лето 2006 г.	50,0	48,4	76,4
Лето 2007 г.	54,0	44,2	71,7
Зима 1993/94 г.	55,1	61,0	65,0
Зима 1994/95 г.	59,8	55,8	60,5
Зима 1996/97 г.	45,0	48,3	72,5
Зима 1997/98 г.	47,7	49,2	78,9
Зима 1998/99 г.	55,0	51,3	61,9
Осень 2003 г.	60,6	51,1	70,0
Осень 2004 г.	49,9	63,2	70,9
Осень 2005 г.	49,2	53,2	73,0
Осень 2006 г.	50,3	53,4	71,5
Осень 2007 г.	53,6	47,7	69,9

Напротив, степень различия между этими кластерами, отражающая большую или меньшую структурную обособленность и индивидуальность каждого из них, высока и в среднем составляла около 70%. Судя по ней, в летний период структурно наименее обособлены основные кластеры 1997 г., а наиболее обособлены основные кластеры 1998 г. (табл. 6). В зимний период структурно наименее обособлены кластеры 1994/95 г., а структурно наиболее обособлены кластеры 1997/98 г. Осенью существенных изменений показателя различия структуры между основными кластерами не отмечалось.

Помимо рассмотренных двух основных сообществ I и II часто обособлялись еще одно (III) или два (III и IV) небольших сообщества мезозoopланктона (прилож., рис. 5, 6, 9, 19, 20, 23), которые имели более изменчивую степень внутреннего сходства видовой структуры (47-76%), в среднем составляющую около 62% (табл. 7). Показатели различия между этими небольшими и основными сообществами также изменчивы (55-96%), но достаточно высоки и составляли около 68%. Как правило, в случае, когда в период исследования обособлялись два небольших сообщества, одно из них (сообщество III) структурно более сходно с сообществом I, а другое (сообщество IV) – с сообществом II.

Таблица 7

Сходство видовой структуры в пределах дополнительных кластеров III и IV и различия видовой структуры между дополнительными кластерами III и IV по результатам SIMPER-анализа в PRIMER® 6

Период исследований	Степень сходства в пределах кластеров, %		Степень различия между кластерами, %				
	III	IV	III и IV	I и III	I и IV	II и III	II и IV
Лето 1998 г.	63,9	–	–	90,4	–	95,6	–
Зима 1993/94 г.	46,8	–	–	60	–	70	–
Зима 1994/95 г.	50,6	52,6	57,8	56,4	64,3	66,8	56
Зима 1998/99 г.	71,4	–	–	75	–	74,8	–
Осень 2003 г.	61,1	55,5	52,95	58,7	58,5	64,7	54,8
Осень 2004 г.	75,7	–	–	58,4	–	88,1	–
Осень 2007 г.	63,7	–	–	56,9	–	66	–

Таким образом, каждый из кластеров

– представлял собой относительно однородный фаунистический комплекс, когда участки, занятые кластером, по населению более сходны друг с другом, чем с участками, занятыми соседними кластерами;

– имел определенное количественное соотношение между видами, и поэтому участки, занятые кластером, по видовой структуре более сходны друг с другом, чем с участками, занятыми соседними кластерами;

– был приурочен к определенному биотопу (показано ниже при анализе их пространственно-биотопического распределения).

Все это соответствует критериям, предъявляемым к экологическому сообществу как к однородному комплексу видов, населяющему определенный биотоп и характеризующемуся относительной устойчивостью структуры и количественных соотношений между отдельными его членами (Беклемишев, 1928; Воробьев, 1949; Несис, 1985). Следовательно, полученные в результате анализа кластеры имеют экологический статус обособленных мезозoopланктонных сообществ.

К сожалению, до настоящего времени оценки ценотической структуры зоопланктона района Канарского апвеллинга не проведено. Но на возможность существования двух обособленных сообществ косвенно указывал ряд фаунистических исследований, в которых было показано различие видового состава зоопланктона прибрежной и океанической фауны (Hernández-León et al., 2007), и даже наличие неритического, ассоциированного с зоной шельфа, и океанического, связанного с водами Канарского течения, комплекса видов (Грузов и др., 1996). Полученные нами результаты, с учетом приведенного ниже анализа биотопической приуроченности, полностью укладываются в общую картину, описанную отмеченными авторами.

4.2. Пространственное распределение и биотопическая приуроченность сообществ мезозoopланктона

Основные сообщества мезозoopланктона. Судя по схемам пространственного распределения сообществ мезозoopланктона (рис. 13, 14) основное сообщество I обычно распределялось над шельфом и материковым склоном. Как правило, южнее м. Бохадор (26° с.ш.), где шельф становится значительно шире и обычно наблюдается сильное отклонение Канарского течения на запад, это сообщество распространялось мористее далеко за пределы шельфа. Однако такой вынос зоопланктона вод шельфа слабо выражен летом 1995 и 1996 гг., зимой 1994/95 и 1996/97 гг., осенью 2003 г. Помимо этого, отмечались ситуации, когда сообщество I широко распространялось в океаническую зону не только к югу, но и к северу от м. Бохадор (например, осенью 2004 г.), либо оно было слабо развито исключительно в зоне

шельфа и почти не выносилось в океаническую часть (например, осенью 2003 г.).

Сообщество II обычно распространялось в океанической части и над материковым склоном. Южнее м. Бохадор его, как правило, вытесняло сообщество I (рис. 13, 14). Нередки также случаи его проникновения и на шельф (например, зимой 1994/95 г., 1996/97 г., летом 1996 г. и особенно осенью 2003 г.).

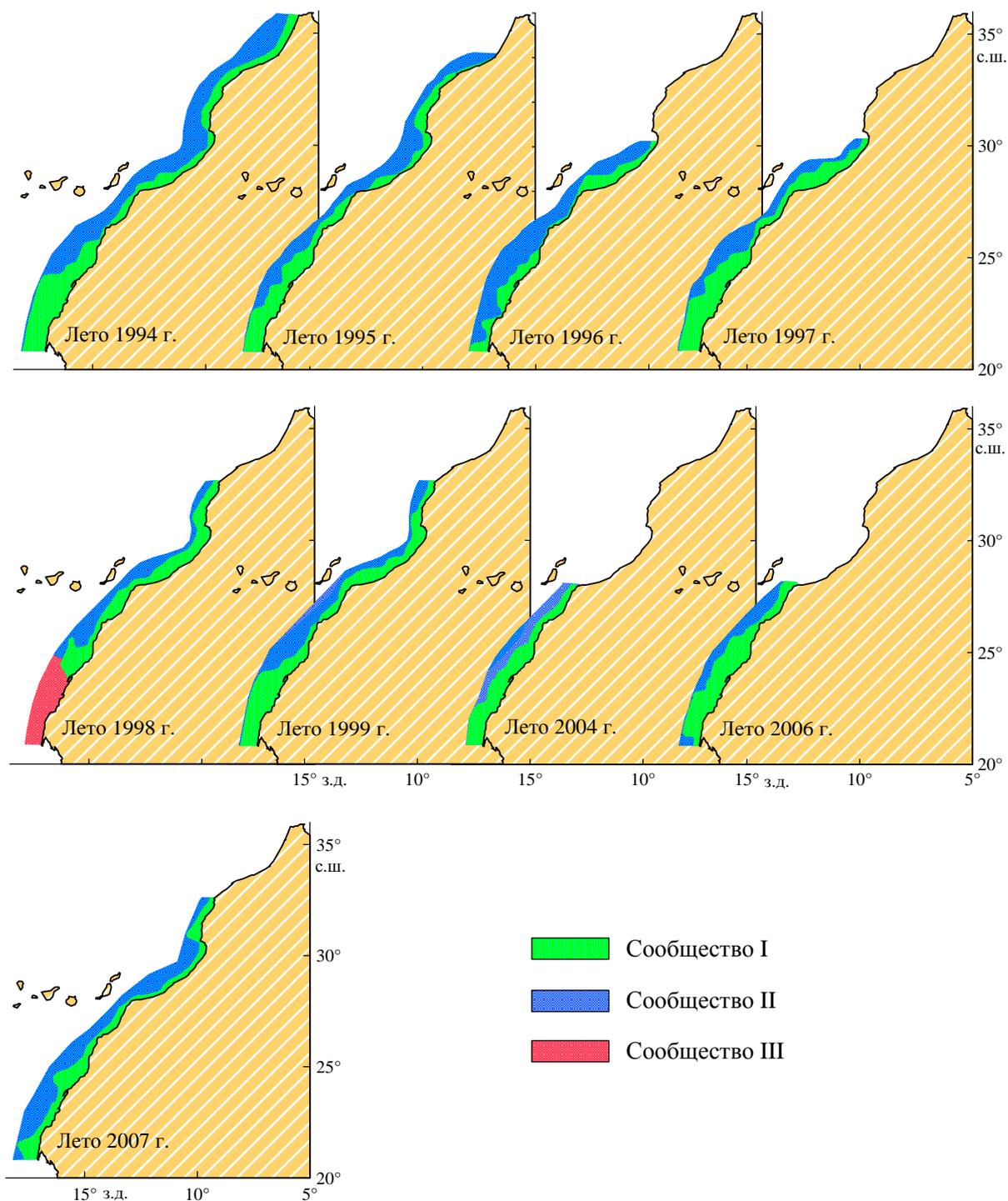


Рис. 13. Пространственное распределение сообществ мезозoopланктона вдоль побережья Марокко летом 1994–2007 гг.

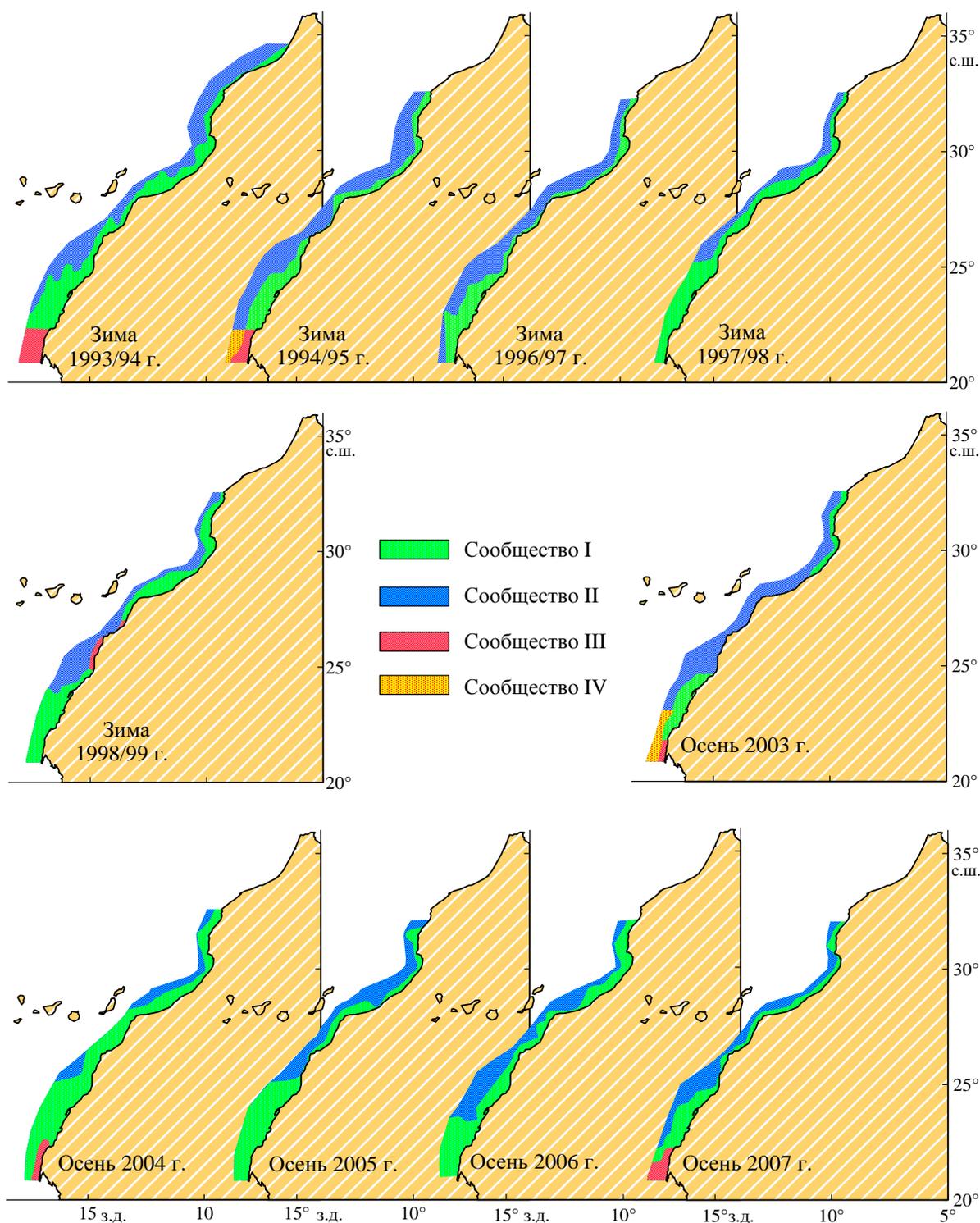


Рис. 14. Пространственное распределение сообществ мезозoopланктона вдоль побережья Марокко зимой 1993/94 – 1998/99 гг. и осенью 2003 – 2007 гг.

Особенности биотопической приуроченности и пространственного распределения основных сообществ I и II детально рассмотрены на севере побережья Ма-

рокко в период низкой интенсивности апвеллинга зимой 1994/95 и летом 1995 гг., а также в период высокой интенсивности апвеллинга летом и осенью 2007 г. Распределение этих сообществ в поле температура – соленость свидетельствует, что независимо от сезона и интенсивности апвеллинга сообщество I биотопически тяготеет к более холодной и менее соленой прибрежной апвеллинговой воде, а сообщество II – к океаническим водам Канарского течения. Более того, граница между сообществами в значительной степени совпадала с пространственным распределением изотермы, отделявшей апвеллинговые воды от вод Канарского течения (рис. 15).

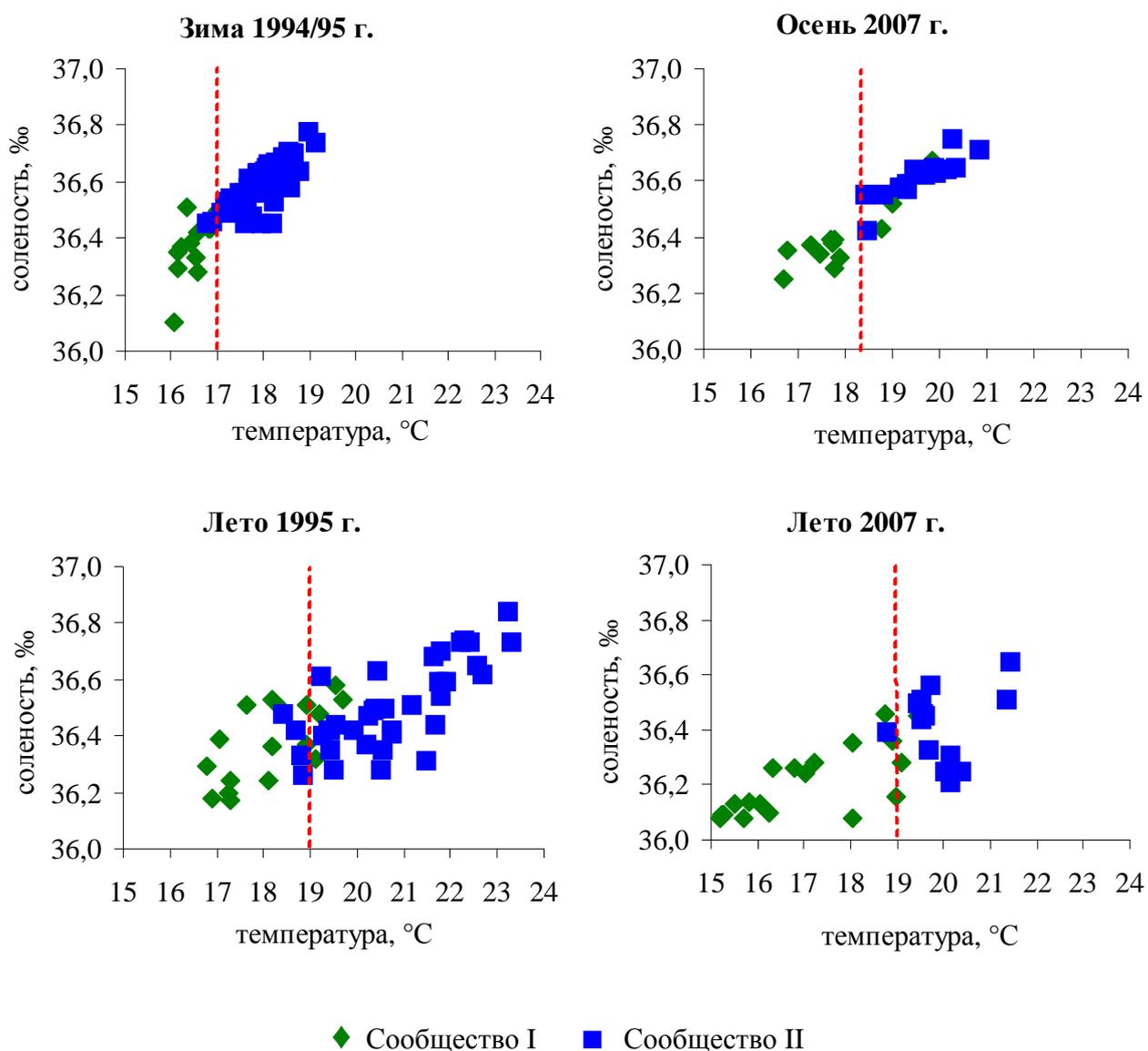


Рис. 15. Распределение сообществ мезозоопланктона в поле температура – соленость в поверхностном слое океана вдоль побережья Марокко севернее 26°с.ш. Красная пунктирная линия – термическая граница между апвеллинговыми водами и водами Канарского течения

Таким образом, общая картина пространственного распределения основных сообществ мезозoopланктона определялась особенностями распределения вод, усложняясь под действием мезомасштабных динамических процессов. Так, выносу неритического сообщества I за пределы шельфа способствовала прибрежная циклоническая циркуляция, развивавшаяся в зоне апвеллинга (например, в районе 30° - 32° летом и осенью 2007 г.), а проникновению на шельф сообщества II вместе с водами Канарского течения способствовали его антициклонические меандры (например, в районе 28° - 29° с.ш. летом и осенью 2007 г.) (прилож., рис. 24).

На юге побережья Марокко распределение сообществ мезозoopланктона осложнялось в результате влияния активных динамических процессов, развивающихся здесь, во-первых, вследствие отклонения Канарского течения на запад и, во-вторых, из-за взаимодействия его вод с теплыми и менее солеными водами северной ветви Межпассатного противотечения, а также, в-третьих, из-за орографического эффекта, обусловленного изменением ширины шельфа южнее м. Бохадор. Именно поэтому эта область и исключена из анализа факторов, влияющих на пространственное распределение мезозoopланктона.

Осенне-зимние сообщества мезозoopланктона у м. Кап-Блан. Сообщества III и IV спорадически дифференцировались на юге побережья Марокко в осенне-зимний период между м. Кап-Блан и м. Барбас. Если появлялось только сообщество III, то оно могло распространиться и над шельфом, и в океанической части (зима 1993/94 г., осень 2007 г.), либо только над шельфом (осень 2004 г.) (см. рис. 14). Если же обособлялись два сообщества (зима 1994/95 и осень 2003 гг.), то сообщество III пространственно было приурочено к шельфу, а сообщество IV – к океанической зоне.

Выяснение происхождения и причин дифференцировки этих сообществ требуют тщательного изучения районов, расположенных южнее полигона исследований. Но уже сейчас предварительный анализ мезозoopланктона побережья Мавритании показал, что эти сообщества зимой и осенью обособляются не только в области Марокко, но и распространяются южнее до 20° с.ш., занимая всю акваторию около м. Кап-Блан (20 – 22° с.ш.) (Глушко, Лидванов, 2012). Можно предположить, что они формируются под влиянием смешанных вод фронтальной зоны, разделяющей Северную (САЦВ) и Южную (ЮАЦВ) атлантические центральные водные

массы, которая располагается в осенне-зимний период в районе локализации этих сообществ на глубинах ниже 40 м (прилож., рис.1, 2).

Атипичные сообщества мезозоопланктона. В картину типичного пространственного распределения сообществ не укладывалось распределение зоопланктона летом 1998 г. и зимой 1998/99 г. (см. рис. 13, 14).

Летом 1998 г. сообщества I и II распространялись с севера только до широты 24°, а южнее они замещались атипичным сообществом III, которое развивалось и в шельфовой, и в океанической зонах, и простиралось на обширной акватории до м. Кап-Блан.

Анализ гидрологических данных (прилож., рис. 25), проведенный совместно с С.К. Кудерским, показал, что в этот период на северной части акватории структура вод характерна для сезона исследований. Вдоль побережья в океанической зоне и над материковым склоном распространялась на юг с потоком Канарского течения относительно более теплая и соленая *САЦВ*. Более холодная и менее соленая апвеллинговая вода была приурочена к широкой зоне интенсивного прибрежного подъема вод, развивающегося в центральной части побережья Марокко (24-29° с.ш.). Около 25° с.ш. в океанической зоне интенсифицированное Канарское течение резко отклонялось на запад, а в прибрежной зоне развивалась мощная циклоническая апвеллинговая циркуляция, выносящая прибрежные воды далеко мористее. Далее, на юге зоны Марокко, между 21° и 24° с.ш., складывались специфические условия. Обычно расположенного летом у м. Кап-Блан Сенегало-Мавританского фронта с его активными мезомасштабными динамическими процессами не наблюдалось, поскольку в период исследований он занимал аномально южное положение (17-19° с.ш.). Напротив, здесь были развиты динамические процессы другого знака. Во-первых, преобладала адвекция на шельф и последующее опускание океанических вод с низким содержанием биогенов. Во-вторых, на севере около 24° с.ш. развивалась широкая зона конвергенции между смежными циклонической и антициклонической циркуляционными ячейками, в которой также происходил даунвеллинг, и формировался локальный поперечный блокирующий динамический фронт.

Очевидно, что именно эти специфические динамические условия на акватории 21 и 24° с.ш., с одной стороны, препятствовали распространению на юг нери-

тического сообщества I и сообщества II вод Канарского течения, а с другой, привели к формированию атипичного сообщества III.

Зимой 1998/99 г. на шельфе между 25-27° с.ш. развивалось другое атипичное сообщество III, разрывавшее пространственное распределение неритического сообщества I (рис. 14, 16).

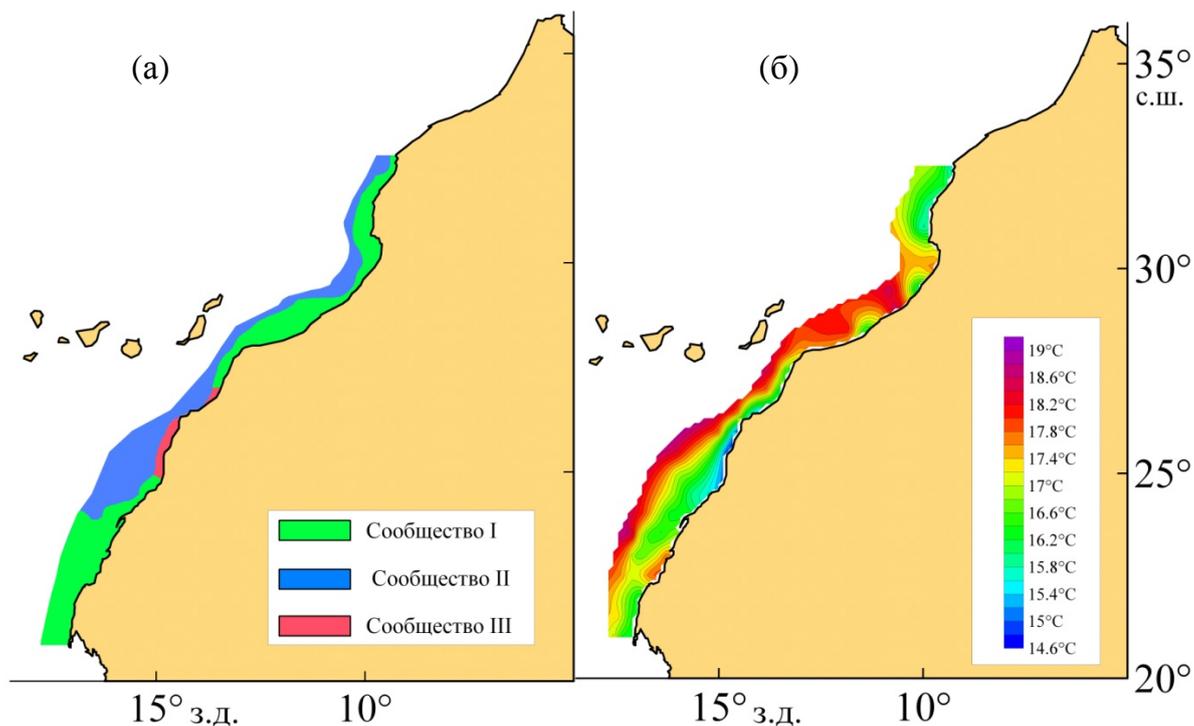


Рис. 16. Распределения сообществ мезозoopланктона (а) и температуры поверхности океана (б) вдоль побережья Марокко зимой 1998/99 г.

Распределение этого сообщества в поле температуры поверхности океана (рис. 16) свидетельствует о его биотопической приуроченности к водам очень интенсивного локального апвеллинга, где значение термического индекса апвеллинга составляло $-4,17^{\circ}\text{C}$, что, судя по данным Духовой (Духова, 2010), в два раза выше среднегодовалого зимнего индекса в зоне Марокко ($-1,99^{\circ}\text{C}$). Очевидно, что и в этом случае причинами формирования атипичного сообщества послужили абиотические условия, характерные для «свежих» вод высокоинтенсивного апвеллинга.

В целом, полученные 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 (Моисе-

ев, 1986; Dean, Connel, 1987), причем именно гидродинамические факторы оказывают преимущественное влияние на структурирование морских и океанических сообществ (Бурковский, 2006). 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) (прилож., табл. 4, 5, 6). Сезонная и межгодовая динамика этих показателей рассмотрена в следующей главе.

Летом неритическое сообщество I формировали преимущественно неритические виды copepod, доля которых составляла от 60 до 95% (рис. 17; прилож., табл. 4).

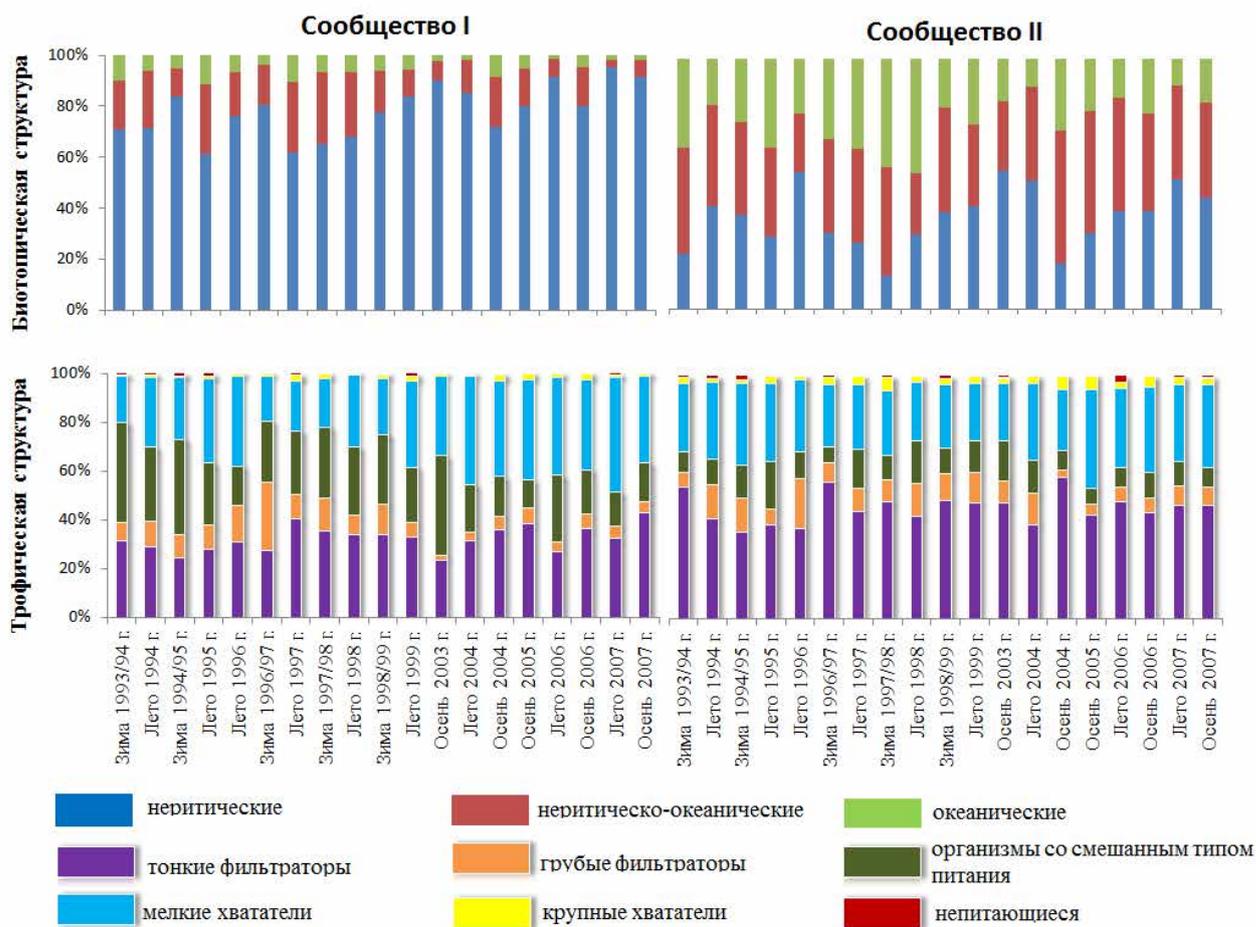


Рис. 17. Биогеографическая и трофическая структуры основных сообществ мезозoopланктона побережья Марокко

Значение этой экологической группы возрастало в период 1999-2007 гг., когда их относительная численность увеличивалась, в среднем, до 88% при исходных 68% в 1994-1997 гг. В трофической структуре сообщества преобладали тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания, а также мелкие хвататели. В среднем, все они представлены в равном соотношении, но в межгодовом аспекте с 1999 г. мелкие хвататели играли более заметную роль, тогда как роль организмов со смешанным типом питания снижалась. Индекс видового разнообразия, в среднем, составил $2,99 \pm 0,09$ бит/экз. и колебался в диапазоне от 2,46 бит/экз. (летом 2007 г.) до 3,37 бит/экз. (летом 1995 г.), проявляя тенденцию к снижению с 1999 г. Среднее значение индекса выравненности составляло $0,63 \pm 0,02$; с 1999 г. также наблюдалась тенденция к его снижению.

В видовой структуре сообщества функцию доминантов из года в год стабильно выполняли три неритических широкотропических константных по частоте встречаемости вида веслоногих ракообразных – *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889, *Paracalanus indicus* Wolfenden, 1905 и *Oncaea curta* G. O. Sars, 1916, (глава 3; прилож., табл. 7). Лишь изредка обычно субдоминантный неритическо-океанический константный вид *Centropages chierchiai* Giesbrecht, 1889 становился кодоминантом, вытесняя *Paracalanus indicus* (лето 1995 г.) или *Oncaea curta* (лето 1997).

В другие исследованные сезоны неритическое сообщество I также было сформировано в основном неритическими видами копепод, доля которых зимой изменялась от 65 до 84%, а осенью – от 72 до 91% (см. рис. 17; прилож., табл. 5, 6). Его трофическая структура зимой и осенью в целом совпадала с таковой летом: также ведущую роль играли тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели. Однако зимой значение мелких хватателей ниже, а организмов со смешанным типом питания, наоборот, выше, чем в соответствующий летний период; а осенью, также как и летом 1999-2007 гг., отмечена тенденция к снижению уровня доминирования организмов со смешанным типом питания и повышению роли мелких хватателей. Колебания индексов видового разнообразия и выравненности зимой и осенью не выходили за пределы диапазонов, установившихся в летний период. В видовой структуре этого сообщества роль кодоминантов и зимой и осенью выполняли те же три неритических вида веслоногих ракообразных – *A. clausi*, *P. indicus* и *O. curta*; лишь зимой 1997/98 г. субдоминантный нери-

тически-океанический *C. chierchiae* стал кодоминантом, вытесняя *O. curta* (прилож., табл. 7).

В целом, полученные показатели состояния и структуры основного неритического сообщества и, прежде всего, высокие показатели обилия, относительно низкие индексы видового разнообразия и выравненности, особенности видовой структуры, позволяют, с учетом известных структурно-функциональных взаимосвязей (Несис, 1965; Федоров, Гильманов, 1980; Алимов, 1989, 2000; Протасов, 2002; Бурковский, 2006), определить его системную организацию как:

– олигомиксное сообщество с малым видовым разнообразием, характеризующееся относительно низкой структурной сложностью и высоким доминированием эврибионтных видов, роль которых в рассматриваемом сообществе выполняют *Acartia clausi*, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta*;

– сообщество с упрощенными трофическими связями и более эффективным вторичным продуцированием, что обеспечивает его адаптацию к эффективному функционированию в условиях легкодоступных источников энергии и высокой первичной продукции; именно такие условия создаются в апвеллинговых водах экосистемы района Канарского апвеллинга, которые характеризуются как высокопродуктивные эвтрофного, а нередко и гипертрофного типов (Александров, 2007);

– сообщество, адаптированное к экстремальным воздействиям нестабильной среды; такие условия также создаются в зоне апвеллинга, поскольку апвеллинговая циркуляция очень изменчива (Aristegui et al., 2009), и она быстро интенсифицируется, ослабляется или даже реверсирует в ответ на ветровые флюктуации.

Основное сообщество II вод Канарского течения отличалось относительно низкой численностью и биомассой (2900 ± 740 экз./м³ и 240 ± 100 мг/м³) (прилож., табл. 4, 5, 6). Сезонная и межгодовая динамика этих показателей также рассмотрена в следующей главе.

Летом биотопическая структура сообщества II была более изменчива по сравнению с неритическим сообществом I (см. рис. 17; прилож., табл. 4). В 1995 и 1997 гг. отмечалось преобладание неритическо-океанических и океанических видов; в 1996 г. наблюдалось доминирование неритических видов, а в 1998 г., наоборот, – океанических. С 1999 г. соотношение этих экологических групп стабилизи-

ровалось, и сообщество II формировали в основном неритическо-океанические и неритические виды, но доля океанических видов оставалась в несколько раз выше, чем в неритическом сообществе I. Основу трофической структуры сообщества II создавали только две трофические группы – тонкие фильтраторы (в среднем 43%) и мелкие хвататели (в среднем 30%); роль организмов со смешанным типом питания менее существенна, а роль грубых фильтраторов более значима, чем в основном неритическом сообществе. Индекс видового разнообразия сообщества II в среднем в 1,3 раза выше, чем неритического и колебался в диапазоне 3,73-4,18 бит/экз.; индекс выравненности был также выше в 1,2 раза и изменялся в узком диапазоне 0,71-0,76.

Видовая структура сообщества II также была более изменчива по сравнению с неритическим сообществом, и состав доминантов и субдоминантов менее стабилен (прилож., табл. 8). Тем не менее, в состав структурообразующих видов этого сообщества обычно входили океанические и неритическо-океанические представители рода *Clausocalanus*, неритическо-океанический широкотропический константный по частоте встречаемости вид *Oithona plumifera* Baird, 1843, океанический широкотропический второстепенный по частоте встречаемости вид *Acartia danae* Giesbrecht, 1889, а также неритическо-океанический широкотропический константный вид *Centropages chierchiae*. Кодоминанты неритического сообщества также часто входили в состав структурообразующих видов. Например, *Paracalanus indicus* являлся субдоминантом летом 1994, 1996, 1997 и 2006 гг.; *Acartia clausi* выступал в роли доминанта летом 1995 г. или субдоминанта летом 1997 г.; а *Oncaea curta* был субдоминантом летом 1994, 1995, 1999, 2004 и 2006 гг. Помимо представителей веслоногих ракообразных важную роль в структуре сообщества II играли аппендикулярии (как доминанты летом 1996 и 1999 гг., и как субдоминанты летом 1997, 2004 и 2006 гг.) и ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* (как доминант летом 2004 г., как субдоминант летом 1999 и 2006 гг.).

В другие сезоны структура сообщества II вод Канарского течения была также изменчива (см. рис. 17; прилож., табл. 5, 6). В ее биотопической структуре и зимой и осенью наблюдалось преобладание неритическо-океанических видов, тогда как положение неритических и океанических видов было нестабильно. Неритические виды играли важную роль зимой 1994/95 и 1998/99 гг., а также в осенний пе-

риод (кроме осени 2004 г.), а океанические виды – зимой 1993/94, 1996/97 и 1997/98 гг. Как и летом, трофическая структура сообщества определялась тонкими фильтраторами (в среднем 48%) и мелкими хватателями (в среднем 30%). Индекс видового разнообразия в среднем был несколько выше, чем летом, зимой он составлял $4,10 \pm 0,08$ бит/экз., а осенью – $4,12 \pm 0,10$ бит/экз. Индекс выравненности сопоставим с летними значениями, хотя зимой диапазон его колебаний несколько сдвинут в сторону больших (0,73-0,79), а осенью – в сторону меньших (0,67-0,73) значений. Состав доминирующих видов и субдоминантов также изменчив, и среди структурообразующих встречались те же неритическо-океанические и океанические виды, что и летом (прилож., табл. 8).

В отличие от лета, зимой и осенью в составе структурообразующих видов этого сообщества не встречался *Acartia danae*, но большее значение приобретал неритическо-океанический широкотропический константный по частоте встречаемости вид *Oncaea media*. Как и летом кодоминанты неритического сообщества выступали в роли структурообразующих видов и в сообществе II. Так, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta*, как виды-доминанты или субдоминанты, обнаружены во все исследованные периоды, кроме зимы 1997/98 г. и осени 2004 г. В отличие от них *Acartia clausi* только как субдоминант обнаружен зимой 1994/95 г. и осенью 2003 г. Из других представителей мезозoopланктона зимой важную роль в структуре сообщества снова играли аппендикулярии (как субдоминанты зимой 1997/98 г.), а осенью – ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* (субдоминант осенью 2003, 2004 и 2007 гг.). Кроме них сальпы, активно развиваясь зимой 1997/98 г., также занимали доминирующее положение.

С симморфологической точки зрения (Беклемишев, 1951; Беклемишев, 1969) рассматриваемое сообщество занимает в архитектурном комплексе океанических пелагических сообществ Североатлантического субтропического круговорота положение дальне-неритического экотонного сообщества, формирующегося между первичным океаническим сообществом зоны халистазы и прибрежным неритическим сообществом. Оно находится под мощным модифицирующим влиянием прибрежной фауны и обладает всеми свойствами сообществ экотонного типа: имеет высокое видовое разнообразие, специфические краевые виды (их роль могут выполнять, по-видимому, *Calanus helgolandicus*,

Calanoides carinatus и многие другие, еще не изученные в этом аспекте виды) и изменчивую структуру, определяемую степенью воздействия неритической фауны.

С точки зрения симфизиологической (Беклемишев, 1951), системной организации (Федоров, Гильманов, 1980; Алимов, 2000; Протасов, 2002; Бурковский, 2006) экотонные сообщества практически не изучены, особенно в аспекте режимов функционирования и механизмов устойчивости. Однако в общих чертах и в сравнении с основным неритическим сообществом рассматриваемое дальне-неритическое сообщество можно характеризовать как:

– полимиксное сообщество с высоким видовым разнообразием и отсутствием ярко выраженных видов-доминантов, характеризующееся относительно высокой структурной сложностью и оптимальным для условий среды соотношением стено- и эврибионтных видов;

– сообщество с более сложными трофическими связями и взаимодействиями, менее эффективным вторичным продуцированием и более высокими энергетическими тратами на поддержание упорядоченности; это обеспечивает его адаптацию к эффективному функционированию в условиях ограниченности источников энергии и относительно низкой первичной продукции, которые складываются в океанических олиго- или мезотрофных водах Канарского течения.

Осенне-зимние сообщества мезозoopланктона у м. Кап-Блан. Численность и биомасса сообществ мезозoopланктона, развивавшихся эпизодически осенью или зимой в районе м. Кап-Блан (рис. 14), были сопоставимы со значениями численности и биомассы смежных основных сообществ (прилож., табл. 5, 6). В частности, в случае, когда одно сообщество III занимало и прибрежную и океаническую зоны, показатели обилия сравнимы с таковыми основного неритического I (зима 1993/94 г.) или основного дальне-неритического II (осень 2007 г.) сообществ. Тогда же, когда на акватории у м. Кап-Блан дифференцировались два сообщества III и IV, численность и биомасса одного из них, занимающего прибрежное положение (сообщество III), сопоставимы с показателями обилия смежного неритического сообщества I, а показатели обилия другого, развивающейся в океанической зоне (сообщество IV), соответственно, сопоставимы с показателями обилия смежного дальне-неритического сообщества II.

Структура этих сообществ была изменчива и своеобразна (прилож., табл. 5, б). Во всех случаях, даже при их развитии в океанической зоне, в биотопической структуре преобладали неритические виды; лишь зимой 1994/95 г. в сообществе IV и осенью 2007 г. в сообществе III заметную роль приобретали неритическо-океанические виды. Трофическая структура этих сообществ обычно определялась доминированием тонких фильтраторов, и только осенью 2003 г. их вытесняли мелкие хвататели. Индексы видового разнообразия и выравненности имели промежуточные значения: большие, чем у смежного основного неритического сообщества, и меньшие, чем у смежного основного дальне-неритического сообщества. Исключение составляла ситуация осени 2007 г., когда в сообществе III у м. Кап-Блан индексы видового разнообразия и выравненности были ниже, чем в обоих основных сообществах.

Видовая структура сообществ м. Кап-Блан, развивающихся зимой, в основных чертах близка к основным дальне-неритическим сообществам (прилож., табл. 9). В них в качестве структурообразующих одновременно выступали и неритические виды (*P. indicus*, *Acartia clausi* и/или *Oncaea curta*), и неритическо-океанические и океанические (*Clausocalanus spp.*, *Oithona plumifera*, *Oncaea media* и др.). А видовая структура этих сообществ, развивающихся осенью, близка к основным неритическим сообществам, поскольку доминанты и субдоминанты в них были представлены типичными неритическими видами.

Помимо состава и относительной численности структурообразующих видов, эпизодически развивающиеся сообщества м. Кап-Блан отличались от смежных основных сообществ обязательным присутствием *Temora turbinata* (Dana, 1849) (прилож., табл. 9). Этот вид мог занимать в этих осенне-зимних сообществах как субдоминантное положение (зима 1994/95 г.), так и второстепенное положение (зима 1993/94 г., осень 2003 г., осень 2007 г.), но он практически никогда не обнаруживался в составе основных сообществ мезозoopланктона. Считается, что этот поверхностный неритическо-океанический южноцентральный вид развивается только в теплых водах (Turner, 1984 b) и характерен для более южных районов, поэтому он может служить индикатором Южной атлантической центральной водной массы, проникающей в район м. Кап-Блан.

Приуроченность этих сообществ к зоне смешения вод северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения и участие в формировании их структуры южно-центральных видов, позволяет предположить, что они представляют собой сообщества экотонного типа, формирующиеся между неритическими и дальне-неритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании, с другой (Глушко, Лидванов, 2012). Более четкое определение статуса, так же как и выяснение происхождения и причин дифференцировки этих сообществ зоопланктона требуют тщательного изучения районов, расположенных южнее полигона исследований.

Атипичное сообщество мезозoopланктона летом 1998 г. Сообщество III, развивающееся летом 1998 г. на обширной акватории южнее 24° с.ш. (см. рис. 13), характеризовалось аномально низкими показателями обилия (прилож., табл. 4), колеблющиеся в диапазоне 30-450 экз./м³ и 5-70 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 (прилож., табл. 4). 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* (прилож., табл. 9), а также высокую относительную численность икринок рыб, которые, судя по данным обработки ихтиопланктонных проб, выполненных В.А. Седлецкой, принадлежали виду круглая сардинелла (*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, как отмечено выше, адвекцией и даунвеллингом олиготрофных океанических вод.

Атипичное сообщество мезозoopланктона зимой 1998/99 г. развивалось на шельфе между 25-27° с.ш. (рис. 14). Его численность и биомасса были не так низки, как в предыдущем атипичном сообществе, но в среднем, в 1,5 раза ниже, чем в

смежном основном неритическом сообществе (прилож., табл. 5). В нем доминирующее положение занимали неритические виды; в трофической структуре преобладали мелкие хвататели. Значения индексов видового разнообразия и выравненности были пониженными, а в видовой структуре крайне доминирующее положение занимал неритический вид *Oncaea curta*, относительная численность которого составляла около 55% (прилож., табл. 5, 9).

Учитывая локализацию этого сообщества, можно предположить, что такая упрощенная его структура отражала переход основного неритического сообщества на более раннюю стадию сукцессии под действием стрессорных условий в зоне высокоинтенсивного апвеллинга (Тимонин, 1969; Виноградов, Шушкина, 1983), который создавал мощное локальное поступление дополнительной внешней энергии и нарушал пространственную однородность основного неритического сообщества, усиливая его гетерогенность и способствуя дифференциации (Маргалев, 1992; Бурковский, 2006).

Таким образом, результаты анализа распределения и структуры мезозоопланктона вод побережья Марокко свидетельствуют, что большую часть исследованной акватории населяли два относительно стабильных во времени и структурно обособленных сообщества – основное неритическое и основное дальне-неритическое. Кроме них летом 1998 г. и зимой 1998/99 г. выявлены атипичные сообщества, а также эпизодически дифференцирующиеся зимой и осенью одно или два дополнительных сообщества в районе м. Кап-Блан.

Основное неритическое сообщество биотопически приурочено к прибрежным апвеллинговым водам и характеризовалось высокой численностью и биомассой; в его биотопической структуре доминировала неритическая экологическая группа, в трофической структуре – тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели, а в видовой структуре отмечалось кодоминирование трех неритических широкотропических константных по частоте встречаемости видов *Paracalanus indicus*, *Acartia clausi* и *Oncaea curta*. Индексы видового разнообразия и выравненности в сообществе сравнительно низкие. С позиции системной организации это сообщество можно охарактеризовать как олигомиксное с низкой структурной сложностью и высоким доминированием эврибионтных видов, адаптированное и эффективно функционирующее в нестабильных условиях измен-

чивой апвеллинговой циркуляции с легкодоступными источниками энергии и высокой первичной продукцией.

Основное дальне-неритическое сообщество биотопически было ассоциировано с водами Канарского течения, отличалось относительно низкой численностью и биомассой и более изменчивой структурой. Обычно в его биотопической структуре преобладала неритическо-океаническая экологическая группа и отмечалась заметно более высокая относительная численность океанических видов; в его трофической структуре доминировали тонкие фильтраторы и мелкие хвататели, а роль грубых фильтраторов была более значима, чем в основном неритическом сообществе. Дальне-неритическое сообщество имело высокие индексы видового разнообразия и выравненности; состав видов-доминантов и субдоминантов менее стабилен, но 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 виды *Centropages chierchiae* и *Oncaea media*. Кроме них кодоминанты неритического сообщества также часто выступали в роли структурообразующих видов. С симморфологической точки зрения дальне-неритическое сообщество представляет собой сообщество экотонного типа, находящееся под влиянием прибрежной фауны, что и обуславливает его изменчивую структуру, определяемую уровнем неритизации. 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, выявляемые эпизодически в районе м. Кап-Блан, по-видимому, формировались под влиянием смешанных вод подповерхностной фронтальной зоны, разделяющей Северную и Южную атлантические центральные водные массы. В целом, численность и биомасса этих сообществ сопоставимы с таковыми смежных основных сообществ, а их структура изменчива и своеобразна, но, как правило, даже при развитии в океанической зоне, в их биотопической структуре преобладали неритические виды, в трофической структуре – тонкие фильтраторы. Видовая структура этих сообществ, развивающихся зимой, сближала

их с основным дальне-неритическим сообществом, а развивающихся осенью – с основным неритическим; но отличала обязательным и исключительным присутствием южноцентрального вида *Temora turbinata*. Вероятно, эти осенне-зимние сообщества м. Кап-Блан представляют собой сообщества экотонного типа, развивающиеся между неритическими и дальне-неритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании, с другой.

Атипичное сообщество, выявленное летом 1998 г. на акватории южнее 24° с.ш., развивалось в зоне специфических динамических процессов, включающих мощную адвекцию на шельф и даунвеллинг олиготрофных океанических вод. Сообщество имело аномально низкие значения численности и биомассы, упрощенную биотопическую, трофическую, а также видовую структуру, характеризующуюся доминированием только одного неритическо-океанического вида *Centropages chierchiae*, что отразилось на экстремально низких индексах видового разнообразия и выравненности. Такие особенности сообщества, по-видимому, отражали состояние деградации зоопланктонного населения в условиях резкого нарушения биотопа, возникшего под действием специфических динамических процессов.

Другое атипичное сообщество, выявленное зимой 1998/99 г., биотопически было приурочено к водам высокоинтенсивного апвеллинга, развившегося на шельфе между 25-27° с.ш. Относительно смежного основного неритического сообщества оно имело пониженные численность и биомассу, упрощенную биотопическую и трофическую структуры, обусловленные сильным доминированием в видовой структуре одного неритического вида *Oncaea curta*. Вероятно, такая упрощенная структура этого атипичного сообщества отражала раннюю стадию сукцессии основного неритического сообщества.

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

Представленный в предыдущей главе анализ мезозоопланктона побережья Марокко позволил охарактеризовать пространственно-биотопическое распределение и структуру основных неритического и дальне-неритического сообществ, осенне-зимних сообществ у м. Кап-Блан, а также выявить атипичные сообщества лета 1998 г. и зимы 1998/99 г. Далее приводятся результаты исследования динамики основных сообществ, необходимые для объективного сравнения в сезонном и межгодовом аспектах изменчивости обилия и структуры мезозоопланктона, что очень важно не только для полноценного синэкологического анализа, но и для характеристики поведения всей экосистемы района Канарского апвеллинга.

5.1. Динамика численности и биомассы основных сообществ мезозоопланктона

Среднегодовая численность неритического сообщества I вплоть до 1998 г. составляла 5700 ± 860 экз./м³ (рис. 18), причем летом численность была в среднем в 1,4 раза выше, чем зимой. Однако статистически значимых сезонных различий этого показателя не установлено (прилож., табл. 10). В дальнейшем с 1999 по 2003 гг. произошло резкое увеличение численности, как минимум в три раза, и последующий статистически значимый переход ее среднегодовых колебаний на новый уровень значений около 19700 ± 4200 экз./м³ (рис. 18; прилож., табл. 10). В этот период средние значения осенью были в 1,3 раза выше летних, хотя статистически значимых сезонных отличий также не выявлено (прилож., табл. 10).

В динамике биомассы этого сообщества, как и в динамике численности, прослеживался положительный тренд средних значений и скачки осенью 2003 и 2007 гг. (см. рис. 18).

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 (см. рис. 18; прилож., табл. 10).

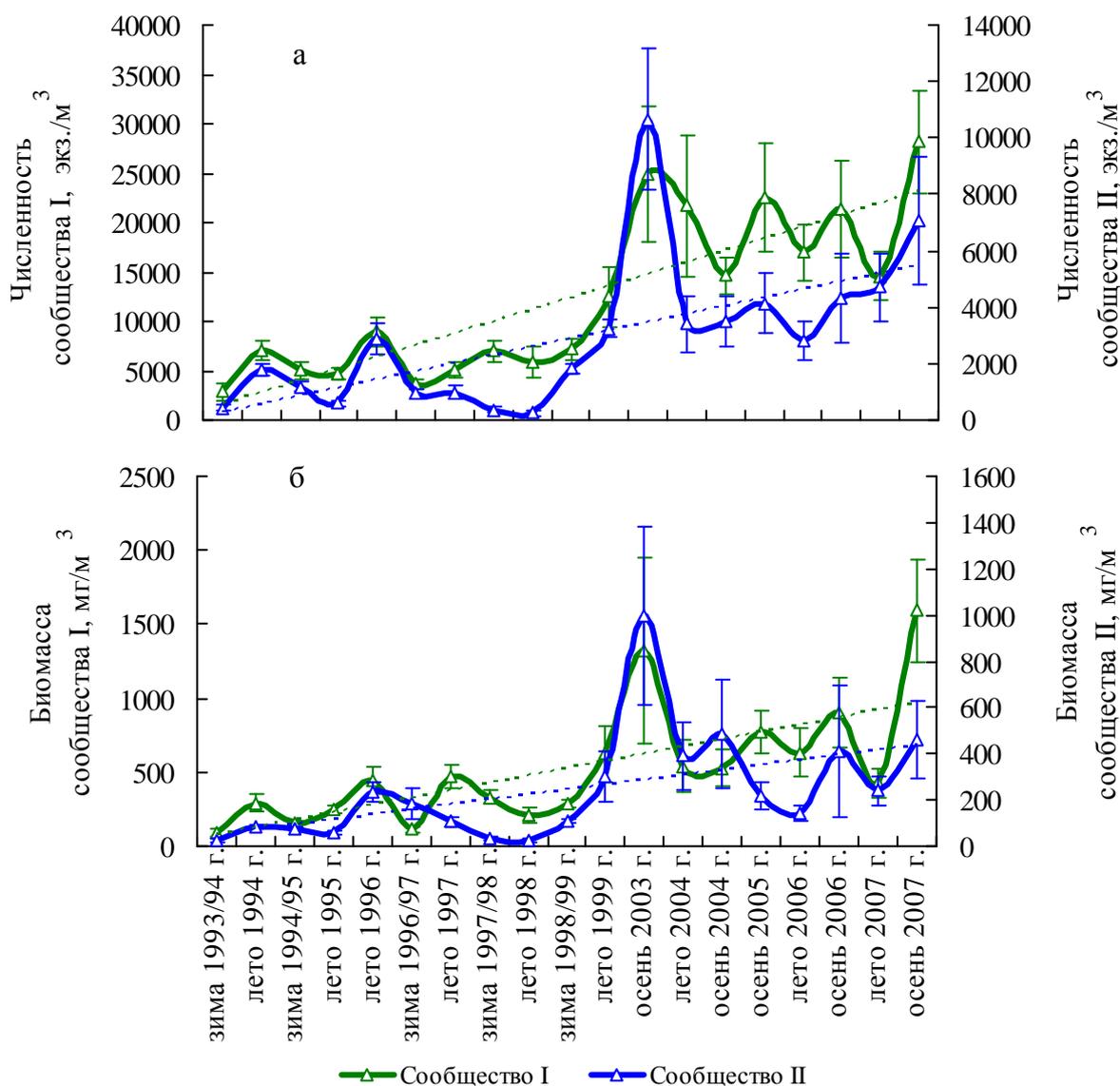


Рис. 18. Динамика численности (а) и биомассы (б) основных сообществ мезозoopланктона

Для средних значений даны стандартные ошибки средних; ----- линейный тренд

Статистически значимых сезонных различий обилия этого сообщества также не обнаружено, хотя летом его численность была в 1,4 раза выше, чем зимой, а осенью в 1,7 раз выше, чем летом.

Известно, что ведущим фактором, определяющим интенсивность развития планктона в водах восточных пограничных экосистем Мирового океана, является активность прибрежного апвеллинга, которая, в свою очередь, зависит от ветрового режима (Walsh et al., 1974; Семенова, 1976; Гейнрих, 1993). Следовательно, причины сезонной и межгодовой изменчивости обилия мезозoopланктона следует искать, в первую очередь, в динамике этих двух взаимосвязанных факторов. Так, сезонный

цикл интенсивности и положения пассатного переноса, активности и ширины зоны поднятия вод, как отмечено в главе 1, хорошо изучен в зоне Марокко (Сирота, 2003; Чернышков и др., 2005). В соответствии с этим циклом весной и летом наблюдается устойчивое действие сильного северо-восточного пассата и максимальная активность апвеллинга вдоль всего побережья Марокко. Этим и обусловлена описанная тенденция к несколько более высокому обилию мезозoopланктона летом 1994-1998 гг. Осенью и зимой зона действия пассата сокращается, сдвигаясь к югу, где и остается выраженным подъем вод. Это, в свою очередь, приводит к отмеченному незначительному снижению численности и биомассы мезозoopланктона зимой того же периода.

К сожалению, описанный сезонный цикл атмосферной циркуляции и апвеллинга не объясняет более активного развития мезозoopланктона осенью 1999-2007 гг. по сравнению с летом того же периода. Можно предположить, что это обусловлено смещением сезонного цикла (удлинением периода интенсивного апвеллинга) в связи с перестройками климатического режима, произошедшими, как отмечено в главе 2, в середине 1998 г.

Межгодовая динамика подробно описана в отношении интенсивности апвеллинга (Кудерский и др., 2000; Afri, 1984; Roy, Cury, 2003). В частности, известно (глава 1), что в начале 1980-х годов установилась теплая климатическая эпоха с пиком пониженной активности апвеллинга, пришедшем на вторую половину 90-х гг. (прилож., рис. 3). 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 (Кудерский, неопубликованные данные). Неудивительно, что 1998 г. знаменуется также как рубеж последнего режимного сдвига в атмосфере, когда период ослабленной циклонической активности сменился ее усилением (Вялов, 2007). В соответствии с межгодовой изменчивостью интенсивности апвеллинга отмечалась и межгодовая динамика численности и биомассы мезозoopланктона. Относительно низкие их значения регистрировались вплоть до 1998 г., когда установилась теплая климатическая эпоха с пониженной активностью подъема вод. Последующее, как минимум трехкратное, возрастание обилия мезозоо-

планктона, очевидно, связано с наступлением периода похолодания и интенсификации апвеллинга.

Отметим, что описанные изменения обилия мезозоопланктона касались не только неритического сообщества, которое, развиваясь в прибрежных водах, находилось под непосредственным контролем режима апвеллинга, но синхронно происходили и в дальне-неритическом сообществе, биотопически ассоциированном с водами другого происхождения – с водами Канарского течения. Это явление еще раз иллюстрирует воздействие прибрежных апвеллинговых процессов на океаническое население вод восточных пограничных течений и подтверждает экотонную природу формирующихся в них сообществ (Гейнрих, 1993; Hernández-León et al., 2007). Сам механизм воздействия сейчас активно исследуется, и, по-видимому, он реализуется двумя основными путями, канализующими поток биогенных элементов и органического материала (в том числе и планктона) от зон апвеллинга в сторону олиготрофного океана: во-первых, посредством разрушения апвеллинговых ячеек после ослабления пассата и, во-вторых, посредством апвеллинговых филламентов (Hernández-Guerra et al., 1993; Hernández-León et al., 2002, 2007).

5.2. Типы структур основных сообществ мезозоопланктона

С использованием многомерных методов анализ данных относительной численности только копепод как ключевой экологической группы возможно получить наглядные результаты, позволяющие легко и объективно оценить сходство видовой структуры основных сообществ, формирующихся в разные периоды исследований, типизировать их структурные состояния и на этой основе оценить их сезонные и межгодовые перестройки.

Результаты многомерного анализа показали, что все основные неритические и дальне-неритические сообщества объединяются в две самостоятельные крупные неритическую и дальне-неритическую группы (I и II) (рис. 19). С другой стороны, эти две группы сообществ неоднородны и статистически достоверно (прилож., табл. 11) распадаются на два и четыре кластера соответственно, что указывает и на определенную временную изменчивость их видовой структуры.

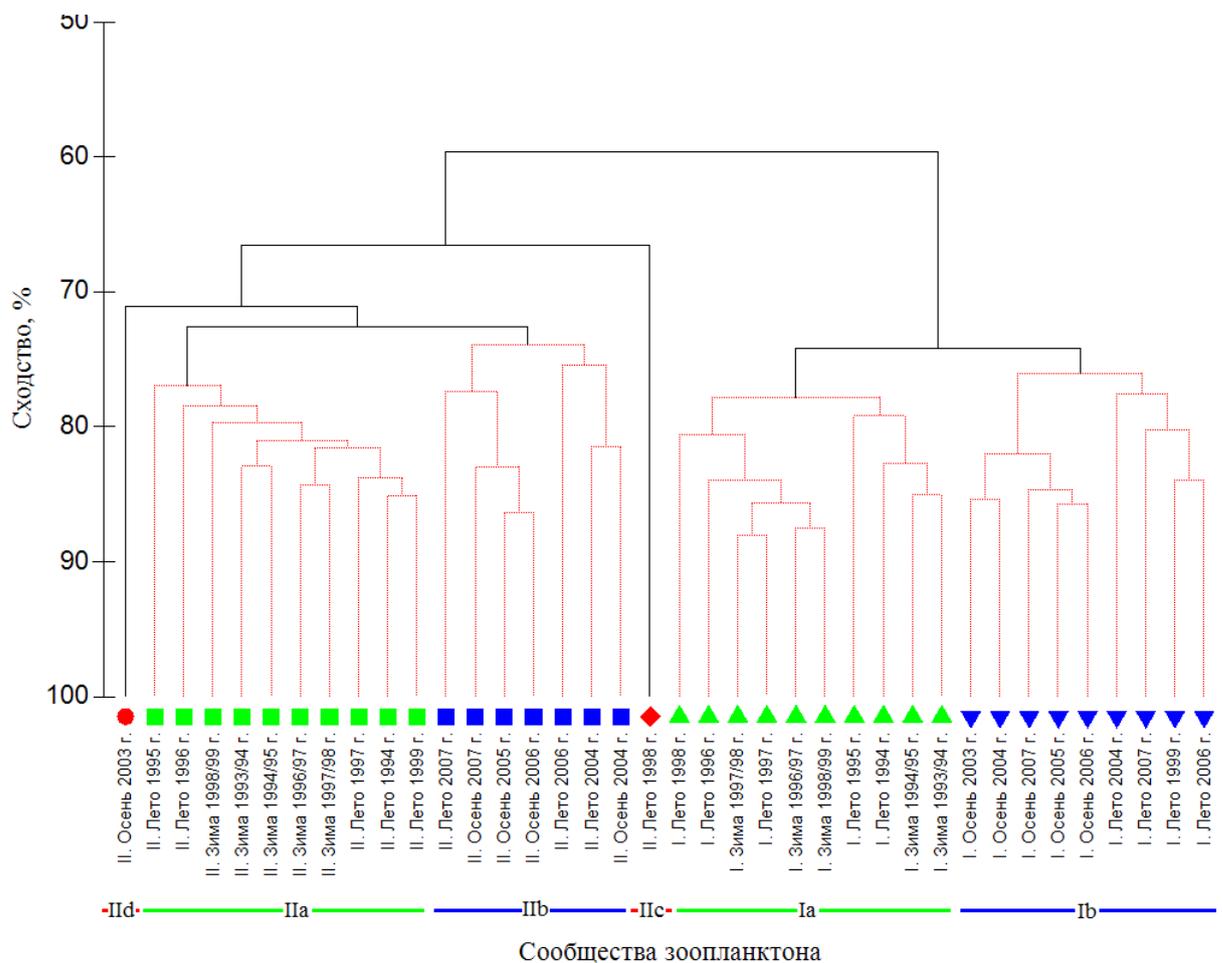


Рис. 19. Дендрограмма кластерного анализа стандартизованных и трансформированных данных относительной численности видов веслоногих ракообразных основных сообществ мезозoopланктона

Неритическая группа I на дендрограмме представлена двумя кластерами (Ia и Ib) (рис. 19, табл. 8). Кластер Ia объединил неритические сообщества, развивавшиеся и зимой и летом 1994-1998 гг. Статистически значимых различий видовой структуры между летними и зимними сообществами этого кластера не установлено (прилож., табл. 11).

Таблица 8

Показатели сходства видовой структуры в пределах кластеров и показатели различия видовой структуры между кластерами неритической группы сообществ по результатам SIMPER-анализа в PRIMER®6

		Среднее сходство, %	
		Кластер	
Среднее различие, %		Ia	Ib
Кластер	Ia	73,7	
	Ib	34,2	77,2

Другой кластер Ib объединяет неритические сообщества, развивавшиеся летом и осенью 1999-2007 гг. Анализ также показал отсутствие статистически значимых сезонных (летне-осенних) различий видовой структуры сообществ этого кластера (прилож., табл. 11).

Статистически значимые различия структуры между неритическими кластерами Ia и Ib (прилож., табл. 11), судя по результатам SIMPER-анализа, обусловлены, прежде всего, разницей в соотношении типичных неритических кодоминантов и видов-субдоминантов: в период 1999-2007 гг., по сравнению с периодом 1994-1998 гг., произошло почти двукратное увеличение относительной численности *Oncaea curta*, увеличение относительной численности *Paracalanus indicus*, но снижение уровня доминирования *Acartia clausi* и *Centropages chierchiae*.

Дальне-неритическая группа II на дендрограмме представлена четырьмя кластерами (IIa, IIb, IIc и IId) (см. рис. 19, табл. 9). Крупный кластер IIa образован дальне-неритическими сообществами, развивавшимися зимой и летом 1994-1999 гг. (за исключением лета 1998 г.). У него, как и соответствующего неритического кластера 1994-1998 гг., сезонных различий видовой структуры не установлено (прилож., табл. 11).

Таблица 9

Показатели сходства видовой структуры в пределах кластеров и показатели различия видовой структуры между кластерами дальне-неритической группы сообществ по результатам SIMPER-анализа в PRIMER® 6

Среднее сходство, %		Кластер			
		IIa	IIb	IIc	IId
Кластер	IIa	71.4			
	IIb	35,9	66.8		
	IIc	40,9	40,3	-	
	IId	42,6	44,9	34,4	-

Другой крупный кластер IIb объединил дальне-неритические сообщества лета и осени 2004-2007 гг. Сезонные различия в его видовой структуре также не выявлены (прилож., табл. 11).

Статистически значимые различия видовой структуры между кластерами IIa и IIb (прилож., табл. 11) обусловлены повышением уровня доминирования неритических *Oncaea curta* и *Paracalanus indicus* и неритическо-океанической *Oncaea te-*

dia, а также снижением значимости неритической *Temora stylifera* и неритическо-океанической *Oithona plumifera* в кластере 2004-2007 гг.

Следующий кластер Пс включает одно дальне-неритическое сообщество, развивающееся летом 1998 г. (рис. 19, табл. 9). Его структурная особенность, по сравнению с другими крупными дальне-неритическими кластерами, обусловлена, во-первых, значительно более высоким уровнем доминирования неритическо-океанических и океанических видов (а именно, *Pleuromamma borealis*, *Acartia danae* и *Mecynocera clausi*), а во-вторых, заметно более низкой значимостью неритических видов *Paracalanus indicus*, *Temora stylifera* и *Oncaea curta*.

И, наконец, обособленность структуры кластера Пд, представленного только одним дальне-неритическим сообществом осени 2003 г., наоборот, обусловлена усилением роли неритических видов (относительная численность *Paracalanus indicus* увеличена, по сравнению с дальне-неритическими кластерами Па и Пб, в 2,5 раза, *Acartia clausi* – в 3 раза, *Centropages chierchiae* – в 2,5 раза) и снижением в 2,5 раза уровня доминирования неритическо-океанических и океанических видов рода *Clausocalanus*.

Таким образом, оценка сходства видовой структуры копепод основных неритических и дальне-неритических сообществ, развивавшихся в период с 1994 по 2007 гг., позволяет сделать следующие заключения.

1. Основные сообщества имели относительно устойчивую видовую структуру на протяжении периода исследований. 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 в обоих типах сообществ отсутствовали. Поэтому, учитывая статистически незначимую сезонную изменчивость их численности, становится очевидным, 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 относительную устойчивость, существовало в двух состояниях, различавшихся по видовой структуре: в стабильном состоянии 1994-1998 гг. и в стабильном состоянии 1999-2007 гг.

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

Изменения видовой структуры основных сообществ, по-видимому, также обусловлены описанной выше сменой климатического режима, произошедшего в 1998 г. С системной точки зрения, обнаруженные перестройки населения мезозоопланктона, которые сопровождались еще и существенным изменением его обилия и происходили в ответ на изменение интенсивности апвеллинга, уверенно можно рассматривать как последствия режимного сдвига в экосистеме района Канарского апвеллинга (Benson, Trites, 2002; Vakun, 2004). В этом случае под режимным сдвигом понимают быстрые изменения, возникающие в ответ на экзо- или эндогенные воздействия, между двумя стабильными и продолжительными во времени состояниями экосистемы, каждое из которых характеризуется определенным обилием видов, различается по структуре или трофической организацией (Caddy, Caribaldi, 2000; Mantua, 2004; Kraberg et al., 2011). В XX веке достоверно выявлено четыре главных режимных сдвига, произошедших практически синхронно во всем Мировом океане приблизительно в 1925, 1947, 1977 и 1989 гг. (Benson, Trites, 2002; Alheit, Niquen, 2004; Curry, Shannon, 2004; Overland et al., 2010). Кроме того, высказано предположение, что в 1998 г. произошел последний главный режимный сдвиг (Kraberg et al., 2011), хотя исчерпывающие доказательства представлены только для севера Пацифики (Overland et al., 2008), а не для всего Мирового океана. Полученные нами результаты убедительно подтверждают указанное предположение, свидетельствуя, что рассматриваемое явление одновременно произошло и в крупнейшей экосистеме Атлантики – в экосистеме района Канарского апвеллинга, и поэтому представляет собой главный режимный сдвиг. А именно, 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 мезозоопланктона 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 мезозоопланктона побережья Марокко

Типизация структур основных сообществ мезозоопланктона, которая выявила два стабильных состояния основных 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 мезозоопланктона в районе Канарского апвеллинга у побережья Марокко.

1. Мезозоопланктонное население 1994-1997 гг. В этот период, судя по анализу океанографических данных, представленному в главе 1, зоопланктонное население развивалось в условиях установившейся в начале 1980-х годов теплой климатической эпохи с низкой интенсивностью апвеллинга (прилож., рис. 3). Большую часть исследованной акватории занимали основные неритическое и дальне-неритическое сообщества (см. рис. 13, 14), находящиеся в первом стабильном состоянии.

Численность и биомасса неритического сообщества в первом стабильном состоянии колебалась около 5000 экз./м^3 и 250 мг/м^3 (табл. 10). Оно было сформировано, главным образом, неритическими видами копепод. В его трофической структуре преобладали тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели, которые были представлены приблизительно в равном соотношении. Индексы видового разнообразия и выравненности относительно низкие; среди веслоногих ракообразных функцию кодоминантов выполняли три неритических вида – *Acartia clausi*, *Paracalanus indicus* и *Oncaea curta*, а функцию субдоми-

нанта – неритическо-океанический вид *Centropages chierchiaie* (рис. 20). Как отмечено в главе 4, структурная организация и показатели развития позволяют охарактеризовать его как олигомиксное сообщество с низкой структурной сложностью и высоким доминированием эврибионтных видов, которое адаптировано и эффективно функционирует в нестабильных условиях изменчивой апвеллинговой циркуляции с легкодоступными источниками энергии и высокой первичной продукцией.

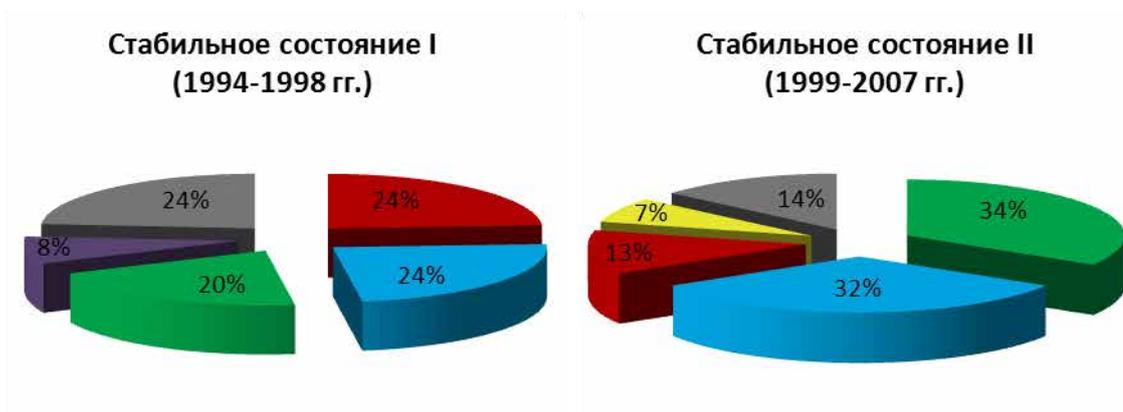
Таблица 10

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

Параметр	Неритическое сообщество		Дальне-неритическое сообщество	
	Стабильное состояние I (1994-1998 гг.)	Стабильное состояние II (1999-2007 гг.)	Стабильное состояние I (1994-1999 гг.)	Стабильное состояние II (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 Пиелу $\pm m$	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

Численность и биомасса дальне-неритического сообщества в первом стабильном состоянии колебалась вблизи значений 1000 экз./м³ и 100 мг/м³ (см. табл. 10). В его биотопической структуре основные группы были представлены приблизительно в равном соотношении. Основу трофической структуры создавали две трофические группы – тонкие фильтраторы и мелкие хвататели. Роль организмов со смешанным типом питания менее, а грубых фильтраторов более существенна, чем в неритическом сообществе.

Неритическое сообщество



Океаническое сообщество

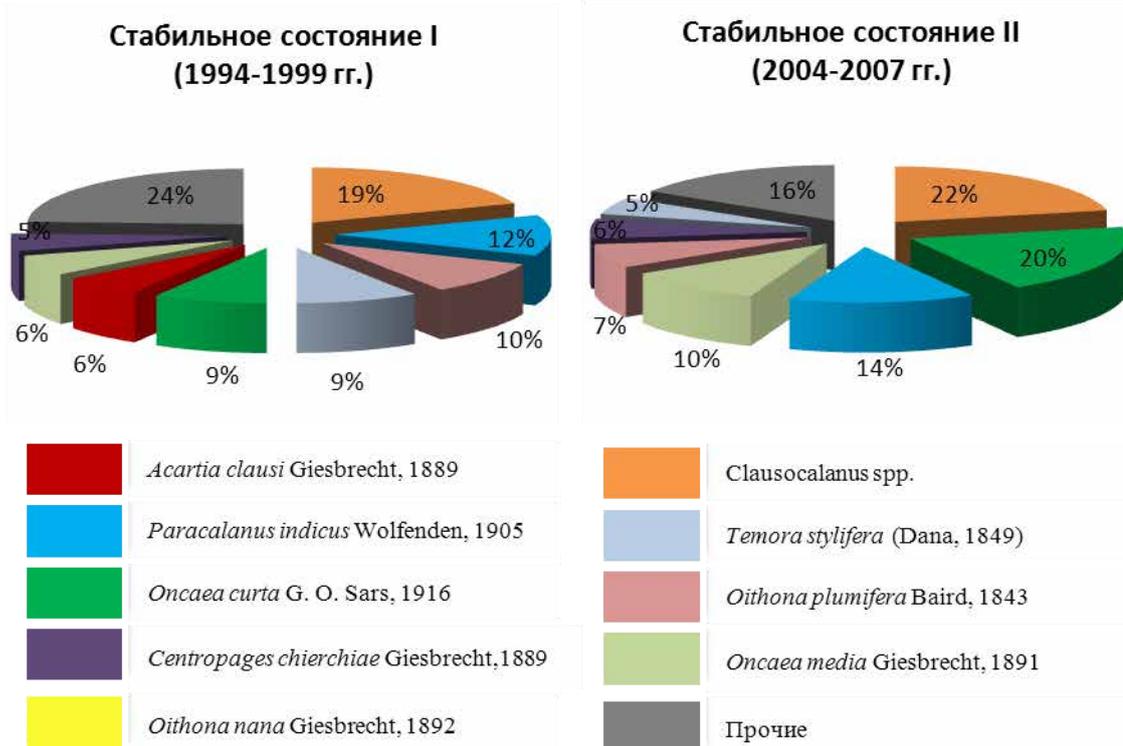


Рис. 20. Относительная численность веслоногих ракообразных основных сообществ мезозoopлankтона в разных стабильных состояниях

Индексы видового разнообразия и выравненности были значительно выше, а в видовой структуре ярко выраженные доминанты отсутствовали, и роль структурообразующих видов среди веслоногих ракообразных выполняли как океанические и неритическо-океанические (*Clausocalanus* spp., *Oithona plumifera*, *Oncaea media*), так и типичные неритические виды (*Oncaea curta*, *Paracalanus indicus*, *Temora stylifera*) (см. рис. 20). Это сообщество, как отмечено в главе 4, можно охарактеризовать как полимиксное сообщество экотонного типа, находящееся под влиянием прибрежной фауны, имевшее относительно высокую структурную сложность и оп-

тимальное соотношение стено- и эврибионтных видов, адаптированное и эффективно функционирующее в условиях ограниченности источников энергии и относительно низкой первичной продукции.

Помимо этих двух основных сообществ зимой 1993/94 и 1994/95 гг. на юге у м. Кап-Блан развивались одно или два небольших сообщества (см. рис. 13, 14). Структура этих сообществ отличалась обязательным присутствием южноцентрального вида *Temora turbinata*, характерного для более южных районов. Как отмечено в главе 4, их дифференцировка, вероятно, обусловлена влиянием смешанных вод фронтальной зоны, разделяющей воды северного и южного происхождения, и, по-видимому, они также представляют собой сообщества экотонного типа, развивающиеся между неритическими и дальне-неритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании, с другой.

2. *Аномалия мезозoopланктонного населения летом 1998 г.* Зоопланктонное население летом 1998 г. развивалось в аномальных условиях, обусловленных резкой сменой климатического режима, произошедшего в экосистеме Канарского апвеллинга в середине 1998 г. (прилож., рис. 3). Далее последовал период относительно стабильного похолодания и интенсификации апвеллинга, фактически продлившийся до конца 2007 г. Как описано выше, летом 1998 г. зона активного подъема вод простиралась с севера вдоль побережья до 24° с.ш. (прилож., рис. 25); интенсифицированное Канарское течение резко отклонялось на запад в районе 25° с.ш. Южнее, как в прибрежной зоне, так и мористее, развивались специфические динамические условия, приводящие, во-первых, к адвекции на шельф и опусканию олиготрофных океанических вод на обширной акватории 21-24° с.ш., а, во-вторых, к формированию около 24° с.ш. зоны конвергенции и поперечного блокирующего динамического фронта. Сенегало-Мавританский фронт в этот период занимал аномально южное положение.

В таких абиотических условиях основное неритическое сообщество имело аномальное пространственное распределение, распространяясь в апвеллинговых водах только до 24° с.ш. (см. рис. 13). Но, тем не менее, оно все еще характеризовалось биотопической, трофической, видовой структурами и количественными показателями, характерными для первого стабильного состояния.

Основное дальне-неритическое сообщество также имело аномальное пространственное распределение, распространяясь только до 24° с.ш. (см. рис. 13). В нем, в отличие от неритического, в котором изменения пока отсутствовали, были отмечены аномально низкие численность и биомасса (252 ± 105 экз./м³ и 23 ± 7 мг/м³) и отклонения в биотопической и видовой структурах (см. рис. 17, 18; прилож., табл. 4). В частности, по сравнению со своим первым стабильным состоянием, при неизменной трофической структуре и типичных индексах видового разнообразия и выравненности, уровень доминирования океанических видов был заметно выше, а видовая структура определялась исключительно океаническими и неритическо-океаническими видами (прилож., табл. 8).

Подобная аномалия дальне-неритического сообщества, проявившаяся в минимальном влиянии на него неритической фауны и в аномально низкой численности и биомассе, 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 около 24° с.ш. в зоне конвергенции, блокировал распространение на юг основного неритического и дальне-неритического сообществ и способствовал развитию на акватории 21-24° с.ш., где доминировали процессы адвекции и даунвеллинга олиготрофных океанических вод, третьего атипичного монодоминантного сообщества (см. рис. 13). Оно имело, судя по приведенным выше данным, экстремально низкое обилие и сильно упрощенную структуру (прилож., табл. 4, 9). По-видимому, это атипичное сообщество отражало состояние деградации зоопланктонного населения в условиях резкого нарушения биотопа.

3. Аномалия мезозoopланктонного населения зимой 1998/99 г. Гидрологические условия в период зимней съемки 1998/99 г., как описано выше, характеризовались высокой интенсивностью апвеллинга, особенно в районе 24-27° с.ш., где значения термического индекса апвеллинга были в 2 раза выше среднееголетнего зимнего индекса апвеллинга у побережья Марокко (см. рис. 16). Положение Сенегало-Мавританского фронта, как и интенсивность Канарского течения, близки к

среднегодовалому. Основные неритическое и дальне-неритическое сообщества пока находились в своих первых стабильных состояниях. Но пространственное распределение неритического сообщества было разорвано атипичным сообществом, биотопически приуроченным к прибрежным водам очень интенсивного локального апвеллинга (см. рис. 16). Обилие этого сообщества почти в 1,5 раза ниже, чем неритического (прилож., табл. 5). В его структуре отмечались черты значительного упрощения: биотопическая структура характеризовалась сильным доминированием неритических видов, а трофическая – мелких хватателей. Индексы видового разнообразия и выравненности имели очень низкие значения; видовая структура была монодоминантна и определялась одним неритическим видом *Oncaea curta*, относительная численность которого составляла около 55% (прилож., табл. 9).

По-видимому, такая упрощенная структура аномального сообщества отражала переход основного неритического сообщества на более раннюю стадию сукцессии под действием стрессорных условий в зоне высокоинтенсивного апвеллинга (Тимонин, 1969; Виноградов, Шушкина, 1983). В этой зоне возникло мощное локальное поступление дополнительной внешней энергии (Маргалев, 1992; Бурковский 2006), нарушившее пространственную однородность основного неритического сообщества и усилившее его гетерогенность, способствуя дифференциации.

4. *Мезозoopланктонное население 1999-2007 гг.* В этот период зоопланктонное население развивалось в условиях нового климатического периода похолодания и стабильной активизации апвеллинга, установившегося во второй половине 1998 г. 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 (см. табл. 10). В новом стабильном состоянии, по сравнению с предыдущим, численность и биомасса были почти втрое выше; индексы видового разнообразия и выравненности снизились, в биотопической структуре усилилась роль неритических видов, а в трофической – мелких хватателей. Изменения видовой структуры выразились в изменении соотношения неритических кодоминирующих видов – повысилась относительная численность *Oncaea curta* и *Paracalanus indicus* и снизилась относительная численность *Acartia clausi*; кроме того, из состава субдоминант

выпал неритическо-океанический *Centropages chierchiae*, место которого занял неритический вид *Oithona nana* (см. рис. 20). Очевидно, что такие изменения обилия и структуры, выразившиеся в ее упрощении и повышении степени олигомиксности, отражали адаптацию сообщества к более эффективному использованию дополнительной внешней энергии, поступающей вместе с водами активизировавшегося 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.

В новом стабильном состоянии обилие дальне-неритического сообщества также в среднем возросло почти в три раза (см. табл. 10). Индекс видового разнообразия увеличился, а индекс выравненности не изменился. В биотопической структуре произошло повышение значимости неритических и неритическо-океанических видов и снижение значимости океанических видов; трофическая структура почти не изменилась, а в видовой структуре наблюдалось увеличение роли неритических видов (см. рис. 20). 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 реализовывался 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 (см. рис. 14). Вероятные причины его дифференцировки и структура (прилож., табл. 6, 9) рассмотрены в главе 4.

5. *Аномалия мезозoopланктонного населения осенью 2003 г.* В целом, в первой половине 2003 г. отмечалась тенденция к снижению активности интенсифицированного в 1998 г. апвеллинга, а во второй половине 2003 г. наблюдались флюктуации его активности вблизи среднеклиматической нормы (прилож., рис. 3). Осе-

нию 2003 г. из-за аномального северного положения центра Азорского максимума зафиксировано временное резкое ослабление режима пассатной атмосферной циркуляции и заметное снижение апвеллинговой активности. На акватории полигона исследования отмечалось только два относительно небольших прибрежных очага подъема вод: один – на севере у м. Сим (около 31° с.ш.), а второй – на юге между 21° и 23° с.ш. (прилож., рис. 26). 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 гидрологических условиях неритическое сообщество приобрело аномальное разорванное пространственное распределение и локализовалось только в очагах апвеллинга – на севере между $28-32^{\circ}$ с.ш. и на юге между $22-24^{\circ}$ с.ш. (прилож., рис. 26). Однако его структура не изменилась и соответствовала своему второму стабильному состоянию (см. табл. 10, рис. 20).

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. Мощная адвекция на шельф вод Канарского течения привела к аномалии структуры этого сообщества, проявившейся, во-первых, в высокой его неритизации (относительная численность неритических видов достигла 55%), а во-вторых, в изменении видовой структуры (в качестве доминант выступали виды, типичные для неритического сообщества) (прилож., табл. 6, 8).

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 (см. рис. 14). Причины их дифференцировки и структура (прилож., табл. 6, 9) описаны в главе 4.

Таким образом, анализ сезонной и межгодовой изменчивости основных сообществ мезозoopланктона позволил не только выявить и описать их стабильные состояния и аномалии, но и с позиции целого охарактеризовать динамику мезозoopланктона марокканского побережья района Канарского апвеллинга. Полученные

результаты свидетельствуют, что сезонные изменения численности, биомассы и структуры основных неритического и дальне-неритического сообществ ярко не выражены. Это, вероятно, связано с тем, что внутригодовой изменчивости интенсивности апвеллинга как основного структурообразующего фактора в восточных пограничных экосистемах оказывается недостаточно для того, чтобы повлечь за собой существенную перестройку населения мезозoopланктона. А вот в межгодовой динамике отмечены явные изменения обилия, а также перестройки биотопической, трофической и видовой структур. Важнейшие перестройки и переход неритического сообщества из одного стабильного состояния в другое состоялись в конце 1998 – первой половине 1999 гг.; они проявились в упрощении структуры, изменении соотношения кодоминирующих видов, состава субдоминантов и увеличении почти в три раза численности и биомассы. Переход дальне-неритического сообщества в новое стабильное состояние, отразившееся его неритизацией и троекратным увеличением численности и биомассы, произошел позднее, в период 1999-2003 гг.

Изменения структуры и обилия основных сообществ, по-видимому, обусловлены климатическими перестройками, произошедшими в середине 1998 г. в экосистеме Канарского апвеллинга, выразившимися в интенсификации апвеллинга и соответствующем похолодании вод после длительного периода потепления. В основном неритическом сообществе эти изменения были направлены на адаптацию к более эффективному использованию дополнительной внешней энергии, поступающей вместе с водами интенсифицированного апвеллинга; а в дальне-неритическом сообществе они отражали усиление потока фауны и биогенных элементов от побережья в воды Канарского течения. Начало перестройки мезозoopланктонного населения сопровождалось развитием ряда нетипичных состояний, обнаруженных летом 1998 и зимой 1998/99 гг., связанных, прежде всего, с обособлением атипичных в пространственном и структурном аспектах сообществ, а также с развитием аномального состояния дальне-неритического сообщества летом 1998 г.

Кроме них, аномальное состояние зоопланктона было отмечено осенью 2003 г., когда временное резкое снижение апвеллинговой активности привело к очаговому развитию неритического сообщества на участках локального апвеллинга, а мощная адвекция вод Канарского течения на шельф способствовала обширно-

му проникновению в прибрежную зону дальне-неритического сообщества, приобретшего аномальную структуру за счет чрезмерной неритизации.

В целом, с системной точки зрения, обнаруженные структурные перестройки населения мезозoopланктона, сопровождающиеся существенным изменением его обилия, и произошедшие в ответ на изменение интенсивности апвеллинга, уверенно можно рассматривать как последствия главного режимного сдвига не только в экосистеме Канарского апвеллинга, но и во всем Мировом океане.

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

Для оценки вертикального распределения мезозоопланктона в важнейшей биопродуктивной зоне района Канарского апвеллинга – в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного противотечения, как описано в главе 2, летом 2004 г. проведены вертикальные планктонные сборы по разрезу, проходящему вдоль побережья Марокко и Мавритании над глубинами 1000 м (см. рис. 11).

6.1. Особенности гидрологических условий

Структура вод в районе была типична для периода исследования (рис. 21; прилож., рис. 27) и обусловлена взаимодействием Северной атлантической (*САЦВ*) и Южной атлантической (*ЮАЦВ*) центральных водных масс и их поверхностных модификаций – Северной поверхностной (*СПВ*) и Южной поверхностной (*ЮПВ*) водных масс соответственно.

В период съемки на севере исследованной акватории от поверхности до глубины около 150 м в сравнительно чистом виде распространялась *СПВ* ($T=21-16^{\circ}\text{C}$, $S=36,6-36,1\text{‰}$), связанная с потоком Канарского течения (рис. 21). Ниже ее подстилала собственно *САЦВ* ($T=16-11^{\circ}\text{C}$, $S=36,1-35,3\text{‰}$). На юге акватории поверхностный слой 0-30, 40 м занимала более теплая, менее соленая и обогащенная биогенами *ЮПВ* ($T=28-24^{\circ}\text{C}$, $S=36,1-36,0\text{‰}$), ассоциированная с потоком северной ветви Межпассатного противотечения. Ниже ее подстилает собственно *ЮАЦВ* ($T=23-10^{\circ}\text{C}$, $S=36,0-35,2\text{‰}$). В качестве нижней границы *ЮПВ* принята изотерма 24°C , а *СПВ* – изотерма 16°C .

Боковое взаимодействие вод северного и южного происхождения наблюдалось в районе м. Кап-Блан и приводило, во-первых, к формированию градиентной зоны с интенсивным вихреобразованием и меандрированием потоков, так называемого Сенегало-Мавританского фронта (*СМФ*) ($T=24-11^{\circ}\text{C}$, $S=36,6-35,3\text{‰}$), а во-вторых, к смешению *СПВ* и *ЮПВ*, и опусканию более плотной смеси в нижние слои.

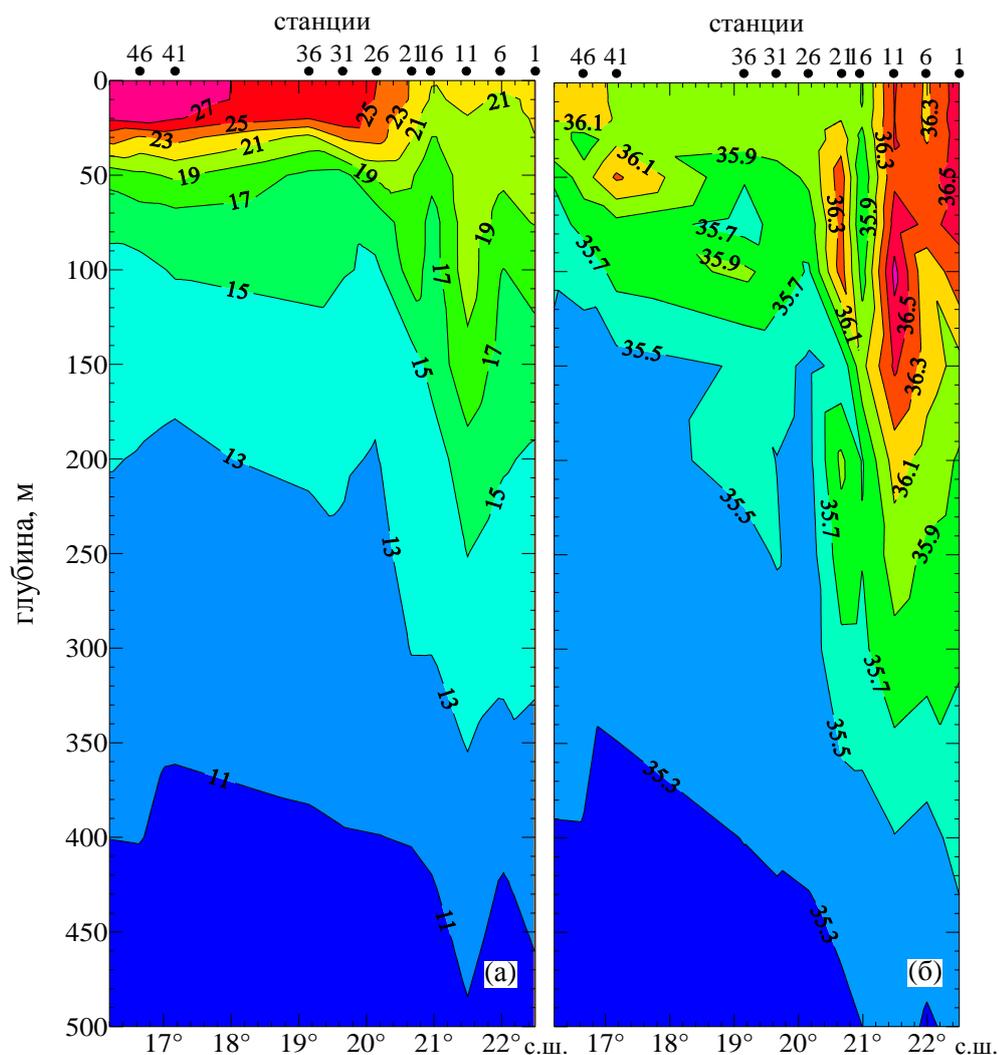


Рис. 21. Вертикальное распределение температуры, °С (а) и солёности, ‰ (б) по гидробиологическому разрезу вдоль побережья Марокко и Мавритании

Южная граница зоны *СМФ*, проводимая обычно на поверхности по изотерме 24°С, лежала у широты 20°, а северная, проводимая на поверхности по изотерме 21°С, располагалась около широты 22° (см. рис. 21; прилож., рис. 27).

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

На исследованной акватории 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* Lilljeborg, 1853 и *Evadne spinifera* P. E. Müller, 1867) – ветвистоусые ракообразные, а остальные – меро- и голопланктонные декаподы, мизиды, моллюски, эуфаузииды и другие представители, отмеченные в главе 3. Среди *Copepoda* удалось выявить 23 вида, не

встречавшихся в горизонтальных сборах в слое 0-100 м (прилож., табл. 1). Все они – интерзональные или батипелагические.

В целом, 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 мезозоопланктонное население сформировано типично поверхностными видами *Paracalanus indicus* Wolfenden, 1905; *Acartia danae* Giesbrecht, 1889; *Nannocalanus minor* (Claus, 1863); *Centropages chierchiai* Giesbrecht, 1889; *Euchaeta marina* (Prestandrea, 1833); *Calocalanus contractus* Farran, 1926 и пр. (табл. 11).

Таблица 11

Состав группы константных таксонов в слоях сбора

Слой сбора	Таксоны
0-25 м	Chaetognata; <i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843; <i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863); <i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905; <i>Centropages chierchiai</i> Giesbrecht, 1889; <i>Clausocalanus</i> spp. I-V cop.; <i>Corycaeus lautus</i> Dana, 1849; <i>Limacina</i> spp.; <i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891; <i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889; <i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891; <i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833); <i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916; <i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)
25-50 м	Chaetognata; <i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863); <i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843; <i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889; <i>Clausocalanus</i> spp. I-V cop.; <i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905; <i>Limacina</i> spp.; <i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926; Euphausiaceae; <i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891; <i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)
50-100 м	Chaetognata, <i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843; <i>Clausocalanus</i> spp. I-V cop.; Euphausiaceae; <i>Limacina</i> spp.; <i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891; <i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916; <i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905; <i>Clausocalanus jobei</i> Frost and Fleminger, 1968; <i>Oithona brevicornis</i> Giesbrecht, 1891; <i>Oithona similis</i> Claus, 1866; Ova Pisces
100-200 м	Chaetognata; <i>Clausocalanus</i> spp. I-V cop.; <i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843; Euphausiaceae; <i>Pleuromamma borealis</i> (F. Dahl, 1893); <i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849); <i>Clausocalanus pergens</i> Farran, 1926; <i>Oncaea conifera</i> Giesbrecht, 1891; <i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863); <i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891; <i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889; <i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849); <i>Euchaeta</i> spp. I-V cop.; <i>Limacina</i> spp.; <i>Metridia lucens</i> Boeck, 1865; <i>Oithona similis</i> Claus, 1866; <i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863); <i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916; Ostracoda; <i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock, 1856)
200-500 м	Chaetognata; <i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock, 1856); Euphausiaceae; <i>Oncaea conifera</i> Giesbrecht, 1891; <i>Aetideopsis carinata</i> Bradford, 1969; <i>Eucalanus monachus</i> Giesbrecht, 1888; <i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849); <i>Clausocalanus</i> spp. I-V cop.; <i>Pleuromamma borealis</i> (F. Dahl, 1893); <i>Clausocalanus pergens</i> Farran, 1926; <i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863); <i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843; <i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891; <i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863); Ostracoda; Siphonophorae; <i>Calanus helgolandicus</i> (Claus, 1863)

Ниже появлялись интерзональные виды, которые преобладали на глубинах более 200 м. Среди них чаще всего встречались активные суточные мигранты родов *Pleuromamma*, *Metridia*, *Lucicutia* и онтогенетические мигранты *Calanoides carinatus* (Krøyer, 1849); *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863) (Виноградов, 1968; Рудяков, 1968, 1979; Postel et al., 1995; Stöhr et al., 1996).

Средние величины численности и биомассы в столбе воды 0-500 м вдоль всего разреза составляли 17000 ± 8000 экз./м³ и 580 ± 230 мг/м³ соответственно. Фоновые значения обилия не превышали 1000 экз./м³ и 100 мг/м³ (рис. 22). Только в районе м. Кап-Блан выявлена одна обширная зона экстремально высоких значений, захватывающая весь исследованный столб воды. В пределах этой высокопродуктивной зоны на широте 21° наблюдался резкий скачек значений в слоях 25-50 м (пик численности) и 25-100 м (пик биомассы).

Отмеченные фоновые значения численности и биомассы, как показано в главе 4, характерны для склоновой и океанической части вблизи африканского побережья, а экстремально высокие величины высокопродуктивной зоны у м. Кап-Блан сопоставимы с ранее отмеченными на этой акватории показателями (Жигалова, 2002; Лидванов, 2006).

Существование зоны интенсивного развития зоопланктона, локализованной в океанической части и над склоном в районе м. Кап-Блан, неоднократно отмечалось рядом авторов (Павлов, 1968; Гордеева, Шмелева, 1971; Жигалова, 1976). Причиной ее формирования, согласно распространенному представлению, является локализованный здесь квазистационарный апвеллинг. Однако, судя по гидрологическим данным, в период съемки на акватории этой высокопродуктивной зоны, приуроченной к водам *СМФ*, не только не наблюдалось подъема вод, а наоборот, происходил интенсивный даунвеллинг. В связи с этим, 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, по-видимому, способствуют удержанию и концентрированию планктона в благоприятном для развития биотопе.

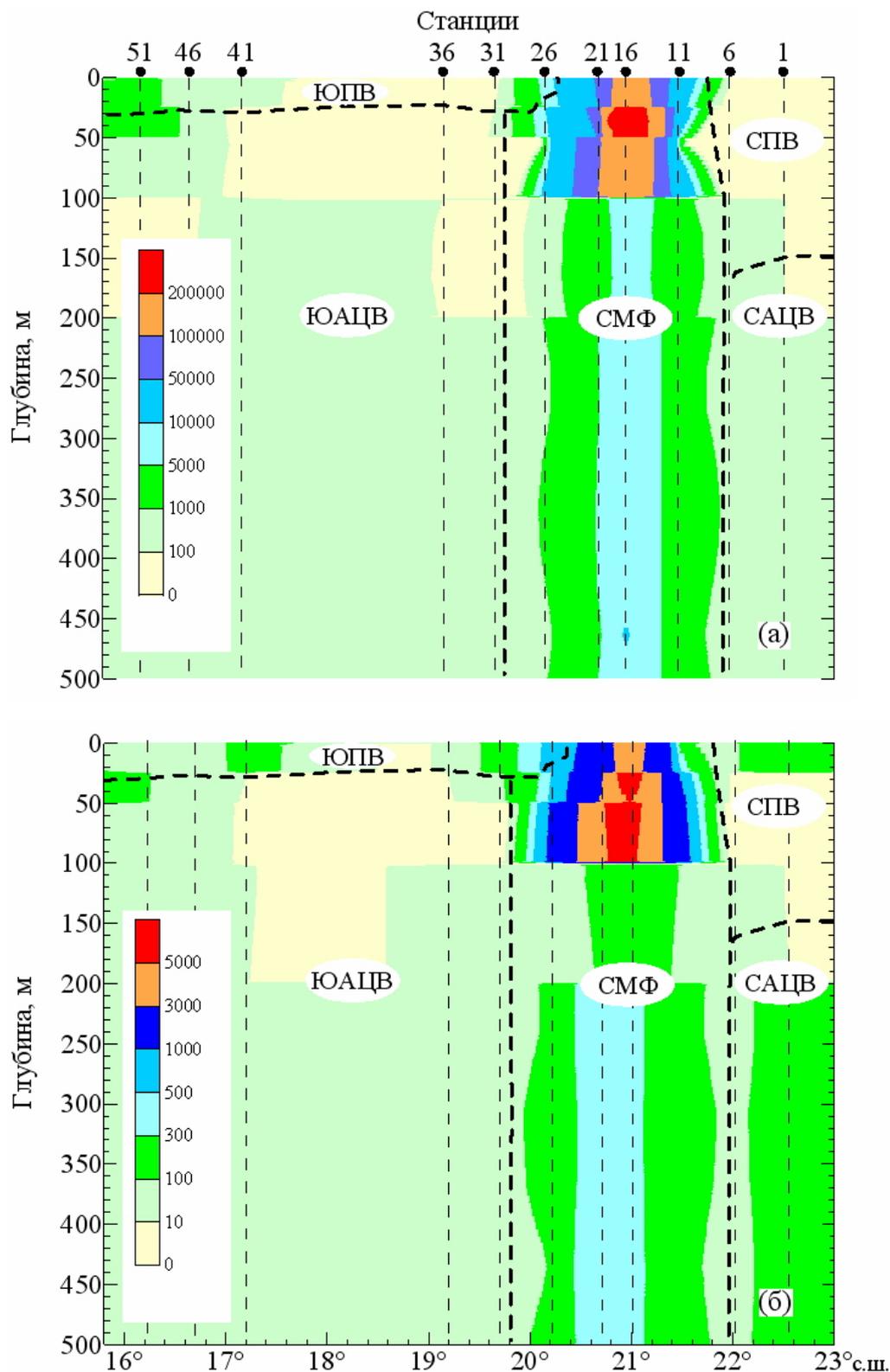


Рис. 22. Распределение численности, экз./м³ (а) и биомассы, мг/м³ (б) мезозопланктона по гидробиологическому разрезу вдоль побережья Марокко и Мавритании. Жирной штриховой линией обозначены границы между водными массами, СПВ – Северная поверхностная водная масса, САЦВ – Северная атлантическая центральная водная масса, ЮПВ – Южная поверхностная водная масса, ЮАЦВ – Южная атлантическая центральная водная масса, СМФ – Сенегало-Мавританский фронт

Важно отметить, что высокопродуктивная зона занимала не только поверхностный эуфотический слой, но и распространялась в нижележащие слои. Аналогичная картина отмечена и в других зонах конвергенции течений и объясняется тем, что опускающиеся воды увлекают за собой с поверхности большое количество планктона, который здесь концентрируется и интенсивно развивается (Воронина, 1964; Виноградов, 1968).

6.3. Ценогическая структура и пространственное распределение сообществ мезозoopланктона

Кластерный анализ и многомерное шкалирование данных позволили выделить пять сообществ мезозoopланктона (прилож., рис. 28).

Каждое из пяти сообществ имело достаточно низкие значения показателя внутреннего сходства (табл. 12), не превышающее 50%, что свидетельствует о неоднородности, мозаичности их видовой структуры в пределах занятых акваторий (Clarke, Warwick, 2001). Сравнивая значения, можно отметить, что структурно более однородны сообщества 1 и 2 и наименее однородно – сообщество 5. С другой стороны, показатели различия между сообществами превышали 75-80%, что отражает хорошую структурную обособленность и индивидуальность каждого из них. Судя по этим значениям структурно более сходны сообщества 1 и 2 нижних слоев и сообщества 3 и 4 поверхностных слоев.

Таблица 12

Показатели сходства структуры в пределах сообществ мезозoopланктона и различия между сообществами мезозoopланктона по результатам SIMPER-анализа в PRIMER® 6

Среднее сходство, %	Сообщества				
	1	2	3	4	5
Среднее различие, %					
Сообщество 1	48,2				
Сообщество 2	76,4	49,6			
Сообщество 3	83,4	90,1	38,0		
Сообщество 4	85,0	81,3	77,8	37,9	
Сообщество 5	88,8	94,6	82,6	80,5	25,5

Мезозoopланктонное сообщество 1 не отличалось строгой батиметрической локализацией (рис. 23). Простираясь с севера до широты м. Тимирис, оно развива-

лось преимущественно на глубинах 200-500 м, но чуть севернее м. Кап-Блан (ст. 11) и на своей южной границе (ст. 31) достигало глубины 50 м. Кроме того, непосредственно напротив м. Кап-Блан его пространственное распределение было разорвано поверхностным сообществом 3.

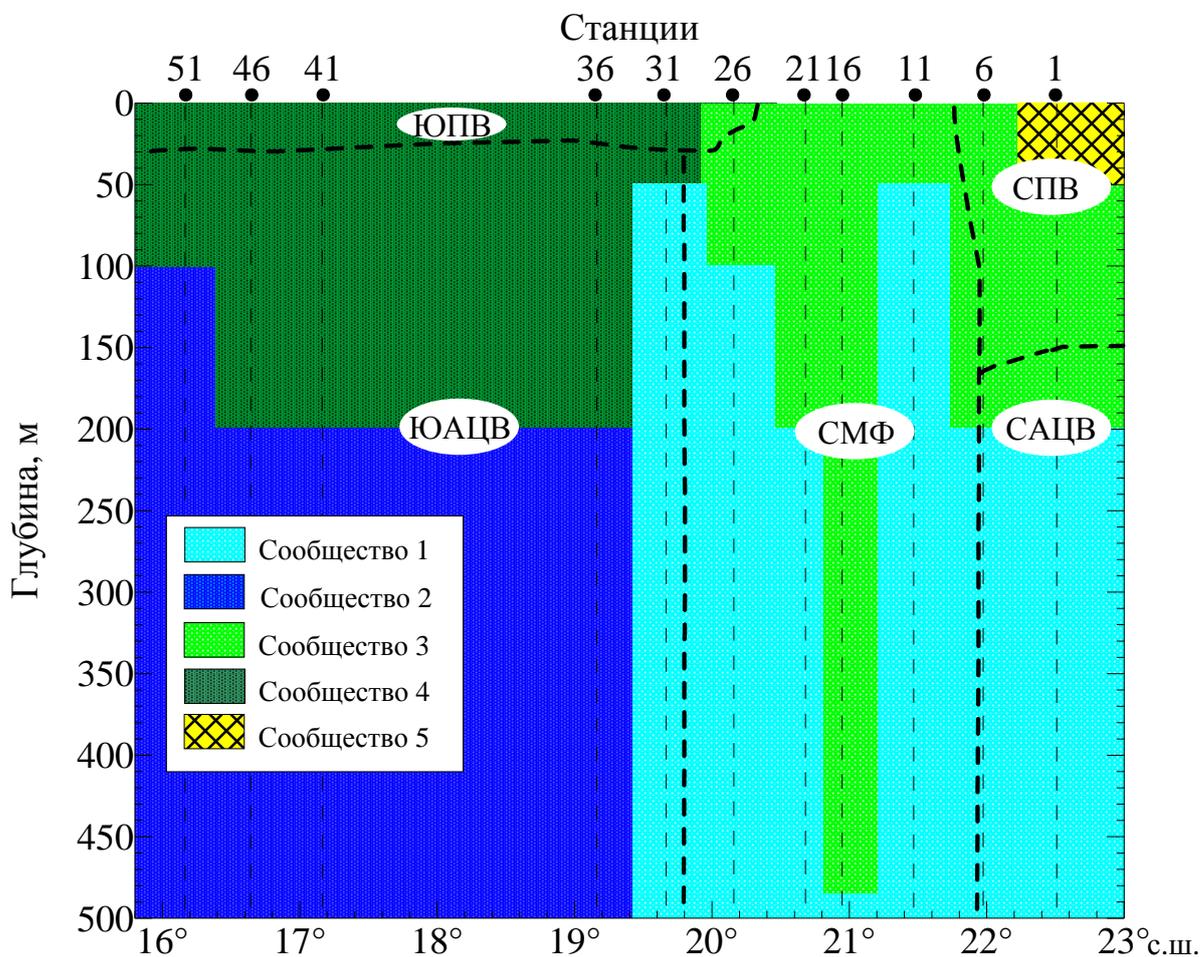


Рис. 23. Пространственное распределение сообществ мезозoopланктона по гидробиологическому разрезу вдоль побережья Марокко и Мавритании

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

Сравнивая распределение сообщества 1 с распределением водных масс (см. рис. 21, 23), можно заметить, что оно биотопически тяготеет к *САЦВ* и к смешанным водам *СМФ*.

Южнее м. Тимирис сообщество 1 сменяло сообщество 2, которое имело более строгую батиметрическую приуроченность к глубинам 200-500 м, поднимаясь

до стометровой глубины лишь на юге исследованного района. Биотопически это сообщество приурочено исключительно к водам *ЮАЦВ*.

Крупные поверхностные мезозoopланктонные сообщества 3 и 4 развивались преимущественно в слое 0-200 м над интерзональными сообществами 1 и 2 соответственно. Среди них сообщество 3 имело более широкий диапазон изменчивости положения своей нижней границы. Смежная граница этих поверхностных сообществ неточно совпадала со смежной границей соответствующих интерзональных сообществ и была несколько сдвинута к северу, локализуясь на широте 20°.

Наконец, третье небольшое поверхностное сообщество 5 идентифицировано только на самом северном участке съемки, где оно занимало слой 0-50 м.

Среди поверхностных сообществ сообщество 3 биотопически тяготело к *СПВ* и к смешанным водам зоны *СМФ*; сообщество 4 развивалось исключительно в водах *ЮПВ*, а сообщество 5 – по-видимому, в менее модифицированных водах *СПВ*.

Таким образом, полученная картина пространственно-биотопического распределения сообществ 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, а ее относительно небольшие подъемы около 16° с.ш. можно связать с небольшими локальными восходящими потоками вод, которые обнаруживались в поле температуры и солёности.

На основе имеющихся данных трудно однозначно трактовать подъем горизонтальной границы до глубины 50 м у 19°30' и 21°5' с.ш. (см. рис. 23). Поскольку апвеллинг в этом районе не был выявлен, то роль восходящих потоков в выносе интерзональной фауны к поверхности не подтвердилась. 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 (Гордеева, Шмелева, 1971). Однако причины ее появления этими авторами не обсуждаются. Можно предположить, что на периферии фронтальной зоны создаются благоприятные ди-

намические условия (мезомасштабные вихри, локальные восходящие потоки) для задержки здесь интерзональных видов, попадающих в поверхностные слои, например, в ходе активного ночного подъема. Более того, 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).

В целом положение горизонтальной границы между сообществами мезозоопланктона соответствует верхней границе зоны распределения интерзональной фауны. Обособленных переходных сообществ, которые можно было бы ожидать на глубинах преимущественно 100-200 м в зоне перехода поверхностной фауны в интерзональную (Виноградов, 1968), не выявлено. Очевидно, это обусловлено тем, что в этой зоне, несмотря на появление интерзональных видов, высокое обилие и доминирующее положение сохраняют поверхностные виды.

В отличие от батиметрически изменчивой горизонтальной границы, 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 (Крылов, 1976). Однако проведенное им сравнение на основе ограниченного объема материала не позволило дать положительного ответа.

Сопоставляя пространственное распределение сообществ (рис. 23) с распределением численности и биомассы (см. рис. 22), отметим, что только интерзональное сообщество 1 и поверхностное сообщество 3 участвовали в формировании высокопродуктивной зоны у м. Кап-Блан. Это нашло свое отражение в значениях средней численности и биомассы мезозоопланктона (табл. 13). А именно, сообщество 3 имело наибольшую биомассу и численность, превышавшие на один и два порядка соответственно показатели в других сообществах; а показатели развития сообщества 1 почти в два раза превышали таковые соседнего сообщества 2.

6.4. Структура сообществ мезозоопланктона

Сообщества 1 и 2 были сформированы по большей части интерзональными (особенно сообщество 1) и, в подавляющем большинстве, океаническими видами

копепод, среди которых свыше 70% относились к группе мелких хватателей и грубых фильтраторов (табл. 13).

Таблица 13

Некоторые показатели состояния сообществ мезозоопланктона 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 выравненности 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

В каждом из этих сообществ по численности доминировали *Oncaea conifera* Giesbrecht, 1891 и представители семейства *Metridinidae* – *Metridia lucens* Воеск, 1865 и *Pleuromamma abdominalis* (Lubbock, 1856) в сообществе 1 и *Pleuromamma borealis* (F. Dahl, 1893) в сообществе 2 (рис. 24). Помимо них в сообществе 1 была высока относительная численность *Aetideopsis carinata* Bradford, 1969, а в сообществе 2 – *Calanoides carinatus* и *Eucalanus monachus* Giesbrecht, 1888.

Все поверхностные сообщества были сформированы, главным образом, поверхностными видами копепод, большая часть которых относилась к группе мелких фильтраторов. Численность неритических видов в них в 10-50 раз превышала таковую в интерзональных сообществах и была максимальна в сообществе 3.

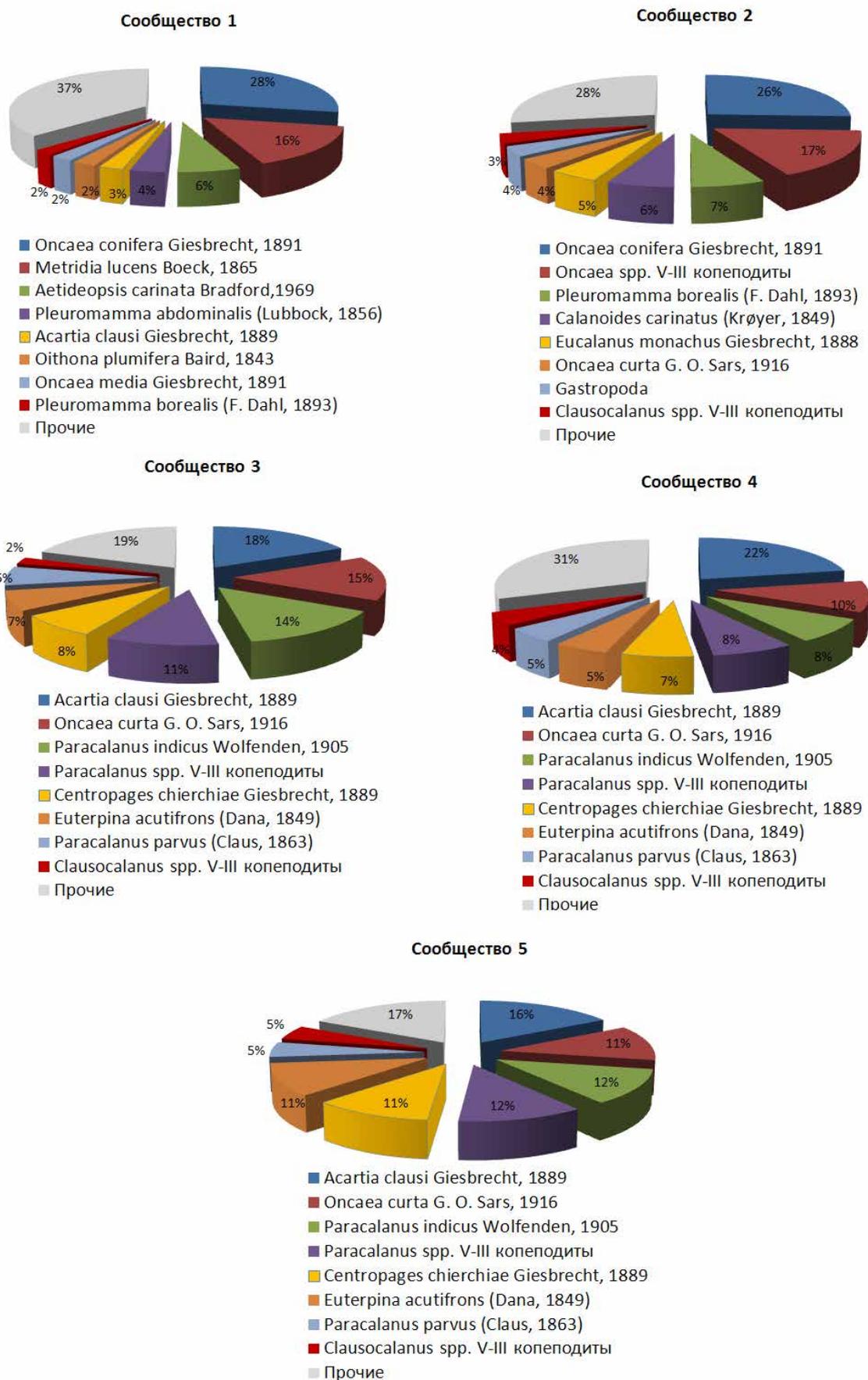


Рис. 24. Относительная численность структурообразующих таксонов сообществ мезозoopланктона вдоль побережья Марокко и Мавритании

В сообществе 3 доминировали исключительно неритические виды родов *Acartia* и *Paracalanus* и мелкие неритические виды рода *Oncaea*, высока также была доля неритическо-океанического вида *Centropages chierchiaie* и неритического вида *Euterpina acutifrons* (Dana, 1849).

Доминирующая группа мезозоопланктонного сообщества 4 была представлена исключительно неритическо-океаническими и океаническими копеподами родов *Clausocalanus* и *Oithona*. Помимо них высокую относительную численность имели океанические виды *Farranula gracilis* (Dana, 1849) и *Acartia danae*.

В сообществе 5 среди копепод по численности преобладали как неритическо-океанические виды рода *Oithona*, так и неритическая *Temora stylifera* (Dana, 1849) и океаническая *Acartia danae*. Основу же численности в сообществе формировали моллюски рода *Limacina*.

В литературе отсутствуют материалы, в которых бы рассматривались вопросы ценотической организации зоопланктонного населения в районе исследования. Однако, судя по имеющимся отрывочным сведениям, полученные нами результаты укладываются в известную картину. Так, многие 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; Павлов, 1968; Рудяков, 1968, 1979; Shulz, 1982). Считается также, что *Oncaea conifera*, занимавшая, судя по нашим данным, доминирующее положение, – массовый вид, приуроченный в тропических районах к мезо- и батипелагиали (Herring et al., 1993).

Среди других видов, занимавших субдоминирующее положение, хорошо изучен *Calanoides carinatus*, совершающий онтогенетические миграции, тесно связанные с апвеллингом (Postel et al., 1995). Как видно из приведенных результатов, 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. Этот довод подтверждают также обобщенные данные, представленные

французскими исследователями в виде биогеографической карты распределения, в соответствии с которой центр наиболее крупной его популяции, по-видимому, биотопически приурочен именно к этой водной массе (Razouls et al., 2005-2012).

Структура выделенных нами поверхностных сообществ соответствовала структуре поверхностных дальне-неритических и неритических сообществ побережья Марокко и Мавритании. Так, несмотря на свое океаническое положение, сообщество 3 было сформировано типичным неритическим комплексом видов с группой доминантов, характерных, как описано в главе 4, для неритического сообщества побережья Марокко, развивавшегося в зоне шельфа. Именно у м. Кап-Блан это сообщество обычно выносилось за пределы шельфа в океаническую зону (см. рис. 13) и участвовало, судя по полученным результатам, в формировании высокопродуктивной зоны *СМФ*.

Другое крупное поверхностное сообщество 4 вод *ЮПВ* было сформировано типичным океаническим комплексом видов, занимающих доминирующее и субдоминирующее положения (Грузов и др., 1996; Жигалова, 2002; Лидванов, 2006) и, по-видимому, являлось типичным дальне-неритическим сообществом побережья Мавритании (Глушко, Лидванов, 2012).

Третье небольшое приповерхностное сообщество 5, судя по доминирующему положению таких характерных для неритического сообщества видов, как *Temora stylifera* и *Centropages chierchiae* (Грузов и др., 1996; Жигалова, 2002; Лидванов, 2006; Shulz, 1982), находилось так же, как и сообщество III, под влиянием фауны шельфа. С другой стороны, доминирующее положение *Oithona plumifera* Baird, 1843, *Oithona similis* Claus, 1866 и *Acartia danae*, и присутствие *Mecynocera clausi* I. C. Thompson, 1888, которые характерны, как отмечено в главе 4, для дальне-неритического сообщества, развивающегося в водах Канарского течения, свидетельствуют, что сообщество 5 формировалось и под влиянием вод океанического происхождения. В связи с этим, учитывая локализацию этого сообщества на севере акватории съемки (где летом Канарское течение отклоняется от побережья, меняя свое генеральное направление с южного на юго-западное), можно считать, что его своеобразие было обусловлено влиянием вод этого течения.

Таким образом, анализ вертикального распределения мезозoopланктона на глубинах 1000 м в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений в условиях типичной для лета гидрологической обстановки свидетельствует, что исследованный район населен характерными для пелагиали экосистемы района Канарского апвеллинга видами, формирующими пять сообществ мезозoopланктона – три поверхностных и два интерзональных, каждое из которых приурочено к водным массам разного происхождения.

Структура поверхностных сообществ соответствовала структуре поверхностных дальне-неритических и неритических сообществ побережья Марокко и Мавритании. Так, одно крупное поверхностное сообщество биотопически тяготело к водам *СМФ* и *СПВ* и структурно было сходно с неритическим сообществом, развивавшимся вдоль побережья Марокко. Другое крупное поверхностное сообщество было приурочено исключительно к *ЮПВ* и структурно соответствовало дальне-неритическому сообществу побережья Мавритании. Третье небольшое поверхностное сообщество было ассоциировано с менее модифицированными водами *СПВ* и по структуре близко к дальне-неритическому сообществу Марокканского побережья, развивавшемуся в водах Канарского течения.

Среди интерзональных сообществ одно развивалось в водах *СМФ* и *САЦВ*, а другое – исключительно в водах *ЮАЦВ*. Биотопическая структура обоих сообществ определялась интерзональными видами, трофическая – организмами со смешанным типом питания, а в видовой структуре доминантами служили *Oncaea conifera* и представители семейства *Metridiidae* – *Metridia lucens* и *Pleuromamma abdominalis* в сообществе северного происхождения и *Pleuromamma borealis* в сообществе южного происхождения. Помимо них в первом сообществе была высока относительная численность *Aetideopsis carinata*, а во втором – *Calanoides carinatus* и *Eucalanus monachus*.

Вертикальная ценотическая граница между сообществами северного и южного происхождения совпадала с южной границей *СМФ*; а горизонтальная граница между поверхностными и интерзональными сообществами была изменчивая, особенно в зоне *СМФ*, и проходила преимущественно на глубинах около 200 м.

В формировании высокопродуктивной зоны, расположенной напротив м. Кап-Блан в водах *СМФ*, участвовали крупное поверхностное неритическое и

интерзональное сообщества северного происхождения, развивавшиеся вдоль побережья Марокко. Механизм формирования этой высокопродуктивной зоны не был связан с апвеллингом, а обусловлен действием фронтальной зоны и протекающими в ней процессами, обогащавшими биогенными элементами смешанные фронтальные воды и способствующими удержанию и концентрированию планктона в благоприятном для развития биотопе.

ВЫВОДЫ

1. В районе Канарского апвеллинга у побережья Марокко в мезоопланктоне 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 широкотропические 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 концентрации планктона в благоприятном для развития биотопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимушкин И.И. Класс Головоногие (Cephalopoda) // Жизнь животных. Беспозвоночные. Том 2 / Под ред. Л.А. Зенкевича. М.: Просвещение, 1968. С. 156-196.
2. Александров С.В. Биологическая продуктивность вод прибрежной экосистемы у побережья Северо-Западной Африки в 1994-2004 годах по показателям продукции фитопланктона и содержанию хлорофилла // Промышленно-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.
3. Алексеева Л.Г. Сезонная и географическая изменчивость размеров массовых видов Copepoda и весовая характеристика в различных районах Атлантики // Отчет о работе сектора гидробиологии в 1969 г. Рукопись. Калининград: АтлантНИРО, 1969. С. 36-58.
4. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
5. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
6. Андронов В.Н. *Paracalanus tropicus* sp.n. (Copepoda, Paracalanidae) из Юго-Восточной Атлантики // Зоологический журнал. 1977. Т. 56. №1. С. 154-156.
7. Андронов В.Н. Веслоногие рачки родов *Diaixis* Sars, 1902, *Parundinella* Fleminfer, 1957, *Undinella* Sars, 1900 и *Tharybis* Sars, 1902 (Copepoda: Calanoida) // *Arthropoda Selecta*. 2002. V. 11. №1. P. 1-80.
8. Арашкевич Е.Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // *Океанология*. 1969. Т. 9. № 5. С. 857-873.
9. Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37-67.
10. Балущкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука, 1979. С. 58-79.

11. Беклемишев В.Н. Организм и сообщество: (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та и Биол. ст. при Пермском ун-те. 1928. Т. 1. Вып. 2-3. С. 128-143.
12. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. 1951. Т. 56. Вып. 5. С. 3-30.
13. Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 291 с.
14. Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Семина Г.И. Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения // Бонитет Мирового океана. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 84. №4. М.: ВНИРО, 1973. С. 7-32.
15. Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина Г.И. Пелагиаль // Биология океана. Т. 1: Биологическая структура океана / Под ред. М.Е. Виноградова. М.: Наука, 1977. С. 219-261.
16. Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н. Центральнo-Восточная Атлантика // 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.
17. Бирштейн Я.А. Подтип Жабродышащие (Brachiata) // Жизнь животных. Беспозвоночные. Том 2 / Под ред. Л.А. Зенкевича. М.: Просвещение, 1968. С. 377-529.
18. Букатин П.А., Полищук И.А., Сушин В.А. Исследования АтлантНИРО в Мировом океане // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10. №4 (40). С. 629-644.
19. Букатин П.А., Кухоренко К.Г., Чернышков П.П. Сотрудничество СССР/России с Королевством Марокко и Исламской Республикой Мавритания в области морского рыболовства и рыбного хозяйства // Международная рыбохозяйственная деятельность Российской Федерации на современном этапе. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 149. М.: ВНИРО, 2010. С. 333-142.
20. Буркальцева М.А., Пономарева Л.С. Биогенные элементы в Атлантическом океане // Обзорная информация ЦНИИТЭИРХ. Промысловая океанография. Сер. 9. Вып. 5. 1976. 37 с.

21. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научный изданий КМК, 2006. 285 с.
22. Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
23. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Сукцессия морских планктонных сообществ // Океанология. 1983. Т. 23. №4. С. 633-638.
24. Виноградова Н.Г. Тип Оболочники (Tunicata) / Жизнь животных. Беспозвоночные. Том 2 / Под ред. Л.А. Зенкевича. М.: Просвещение, 1968. С. 329-366.
25. Владимирская Е.В. Качественный состав зоопланктона в северо-западной части Атлантического океана // Бонитет Мирового океана. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 84. №4. М.: ВНИРО, 1973. С. 63-80.
26. Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Труды Азовско-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. Вып. 13. Симферополь: КРЫМИЗДАТ, 1949. 195 с.
27. Воронина Н.М. Распределение макропланктона в водах экваториальных течений Тихого океана // Океанология. 1964. Т. 4. №5. С. 884-895.
28. Вялов Ю.А. О согласованности режимных сдвигов в океанических экосистемах и скорости вращения Земли // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2004-2005 годах. Условия среды, методы исследований, динамика численности гидробионтов и промышленное рыболовство. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т.1. Калининград: АтлантНИРО, 2007. С. 7-14.
29. Гейнрих А.К. Сравнительная экология планктонных океанических сообществ. М.: Наука, 1993. 160 с.
30. Глушко О.Г., Лидванов В.В. Состав и структура зоопланктона прибрежных вод Мавритании в зимний период // Журнал сибирского федерального университета. 2012. Вып. 5. №2. С. 138-150.
31. Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей в высокопродуктивных зонах Тихого океана // Океанология. 2007. Т. 47. №2. С. 225-232.

32. Гордеева К.Т., Шмелева А.А. Зоопланктон тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики / Под ред. В.Н. Грезе. Киев: Наукова думка, 1971. С. 162–214.
33. Гордеева К.Т., Шмелева А.А. Пелагические копеподы тропической Атлантики и особенности распределения их массовых видов // Видовой состав и распределение океанического планктона. Сб. науч. тр. Всерос. гидробиологического общества. Том 20. М.: Наука, 1974. С. 109-143.
34. Грезе В.Н. Основные этапы биологического изучения пелагиали тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики / Под ред. В.Н. Грезе. Киев: Наукова думка, 1971. С. 10-16.
35. Грузов Л.Н., Алексеева Л.Г. О среднем весе зоопланктонных организмов в экваториальной Атлантике / Отчет о работе сектора гидробиологии в 1968 г. Рукопись. Калининград: АтлантНИРО, 1968. С. 55-72.
36. Грузов Л.Н., Алексеева Л.Г. Весовые характеристики копепод экваториальной Атлантики // Океанология. 1970. Т. 10. №6. С. 1076-1085.
37. Грузов Л.Н., Алексеева Л.Г. О зависимости между весом и длиной тела у основных групп зоопланктона экваториальной Атлантики / Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1971. Вып. 37. С. 378-400.
38. Грузов Л.Н. Результаты научно-исследовательского рейса №9 НПС «Аргус» в Северном море. Отчет. Калининград: АтлантНИРО, 1974. С. 66-85.
39. 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. Т.1. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1996. С. 107 – 133.
40. Дейвисон М. Многомерное шкалирование: Методы наглядного представления данных. М.: Финансы и статистика, 1988. 254 с.
41. Доманевский Л.Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики. Калининград: АтлантНИРО, 1998. 196 с.
42. Дрейк Ч., Имбри Дж., Кнаус Дж., Турекиан К. Океан сам по себе и для нас. М.: Прогресс, 1982. 469 с.

43. Духова Л.А., Шнар В.Н., Глеза И.Л., Малышко А.П. Сезонная изменчивость структуры вод и особенности распределения промысловых скоплений в районе Центрально-Восточной Атлантики // Вопросы промысловой океанографии. 2009 а. Вып. 6. №2. С. 117-127.
44. Духова Л.А., Шнар В.Н., Тимохин Е.Н. Межгодовая изменчивость гидрохимических параметров в поверхностных водах в районе Канарского апвеллинга // Вопросы промысловой океанографии. 2009 б. Вып. 6. №2. С. 139-148.
45. Духова Л.А. Гидрохимическая структура и формирование биологической продуктивности вод в районе Канарского апвеллинга: автореф. дис. канд. геогр. наук / Российский государственный университет им. И. Канта. Калининград, 2010. 22 с.
46. 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.
47. 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.
48. Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: ВНИРО, 1971. 82 с.
49. 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.
50. 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.
51. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.

52. Кафанов А.И., Борисовец Е.Э., Волвенко И.В. О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях // Журнал общей биологии. 2004, Т. 65. №3. С. 250-265.
53. Кашкина А.А. Зоогеографическая характеристика и типы ареалов сальп (Tunicata, Salpidae) Атлантического океана // Зоологический журнал. 1974. Т. 53. № 12. С. 1807-1816.
54. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука. 1969. 658 с.
55. Кондратьева Т.А., Савельев Г.И. Морфоэкологические группы морских планктонных каляноид (Crustacea, Copepoda, Calanoida): фильтраторы и оппортунисты (часть). Казань: Ин-т экол. природ. систем АН Татарстана. 2003 а. 30 с. – Деп. в ВИНТИ 11.03.03, N 429-B2003.
56. Кондратьева Т.А., Савельев Г.И. Морфоэкологические группы морских планктонных каляноид (Crustacea, Copepoda, Calanoida): оппортунисты (часть) и хвататели. Казань: Ин-т экол. природ. систем АН Татарстана. 2003 б. 20 с. – Деп. в ВИНТИ 11.03.03, N 430-B2003.
57. Крылов В.В. Распределение планктона от мыса Кап-Блан до Канарских островов // Информационный бюллетень №4 института океанологии им. Ширшова. Координационный центр стран-членов СЭВ по проблеме «Изучение химических, физических, биологических и других процессов важнейших районов Мирового океана и разработка современных технических средств для эффективного исследования и освоения его ресурсов». 1976. №4. С. 65-69.
58. Кудерский С.К., Баркова Н.А., Галактионова А.И., Доманевская М.В., Седлецкая В.А. Влияние факторов внешней среды на воспроизводство и распределение пелагических рыб в неритической зоне у Северо-Западной Африки / Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 1998-1999 годах. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 2000. С. 7-15.
59. Кукуев Е.И. Ихтиофауна талассобатиальных районов Северной Атлантики (состав и зоогеографический анализ): Автореф. дис. канд. биол. Наук / Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН. М., 1984. 25 с.

60. Кукуев Е.И., Карасева Е.М., Фельдман В.Н. О мезопелагической ихтиофауне бореальной зоны северо-восточной Атлантики // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 391–396.
61. Кукуев Е.И., Трунов И.А. К составу ихтиофауны мезо- и батипелагиали зоны течения Ирмингера и сопредельных вод // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42. № 3. С. 322-329.
62. Кукуев Е.И., Трунов И.А. Ихтиофауна мезопелагиали Ньюфаундлендской котловины (СЗА) // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 2005. С. 217-231.
63. 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.
64. Лидванов В.В. Летний зоопланктон прибрежных вод Марокко в современный период // Тез. докл. IX Съезд Гидробиологического общества РАН, Тольятти, 18–22 сент. 2006 г. Т. 1. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 271.
65. Лидванов В.В., Жигалова Н.Н., Кудерский С.К. Вертикальное распределение мезозоопланктона в зоне взаимодействия Канарского и северной ветви Межпассатного течений // Океанология. 2010. Т. 50. №3. С. 356-364.
66. Лушин А.И. Рыбопромысловые районы Центрально-Восточной и Юго-Восточной Атлантики. Рельеф дна, грунты и навигационно-промысловые условия. Калининград: Запробпромразведка, 1972. 175 с.
67. Малинин В.П., Чернышков П.П., Гордеева С.М. Канарский апвеллинг: крупномасштабная изменчивость и прогноз температуры воды. СПб.: Гидрометеопиздат, 2002. 154 с.
68. Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 212 с.
69. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые *Rodonidae*, *Polyphemidae*, *Cercopagidae* и *Leptodoridae* фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.

70. Моисеев П.А. Мировой океан и его биологические ресурсы. М.: Знание, 1983. 40 с.
71. Моисеев П.А. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов/ Под ред. П.А. Моисеева. М.: Наука, 1986. С. 3-6.
72. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
73. Найденко С.В. Межгодовая динамика трофической структуры зоопланктона южно-курильского района // Биология моря. 2001. Т. 27. №5. с. 327-333.
74. Некрасова М.Я., Ракитина Н.И. О соотношении веса и линейных размеров у мизид Таганрогского залива // Гидробиологический журнал. 1968. №6. С. 52-55.
75. Несис К.Н. Биоценозы и биомасса бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского района // Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. LVII. М.: ВНИРО, 1965. С. 453-489.
76. Несис К.Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования / Под ред. О.Г. Кусакина. М.: Наука, 1982. С. 114-134.
77. Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 287 с.
78. Носков А.С., Виноградов В.И., Романченко А.Н. Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносборщиком «БОНГО» и их обработке. Калининград: АтлантНИРО, 1983. 36 с.
79. Павлов В.Я. О распределении планктона в районе м. Кап-Блан // Океанология. 1968. Т. 8. № 3. С. 479-486.
80. Павлов В.Я. Периодическая система членистых. М.: ВНИРО, 2000. 186 с.
81. Пастернак А.Ф. Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт: автореф. дис. д-ра биол. наук / Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН. Москва, 2009. 50 с.

82. Перцова Н.Н. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря // Океанология. 1967. Т. 7. № 2. С. 309-313.
83. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
84. Петипа Т.С. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus.) в Черном море // Сб. науч. тр. Севастоп. биол. станции АН СССР. 1964. Т. 15. С. 69-93.
85. Петипа Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев: Наук. думка, 1981. 245 с.
86. Петров К.М. Большие морские экосистемы: принципы построения иерархической системы единиц районирования арктических морей на примере Баренцева моря // Биосфера. 2009. Т. 1. №2. С. 133-152.
87. Петрова Г.Б. Сезонные изменения в планктоне рыбопромыслового района Кап-Блан // Рыбопромысловые исследования сырьевых ресурсов Восточной Атлантики. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. ХLI. Калининград: АтлантНИРО, 1971. С. 154–164.
88. Полевой определитель планктона. Т. I / Под ред. Б.Е. Быховского. Л.: ЗИН АН СССР, 1972.
89. Полевой определитель планктона. Т. II / Под ред. Б.Е. Быховского. Л.: ЗИН АН СССР, 1976.
90. Полевой определитель планктона. Т. III / Под ред. О.А. Скарлато. Л.: ЗИН АН СССР, 1984.
91. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиконология. Киев, 2002. 105 с.
92. Пужакова Л.И. Зависимость сырого веса от длины тела у важнейших представителей макропланктона в районе мыса Кап-Блан – мыс Зеленый // Отчет о работе сектора гидробиологии в 1972 г. Рукопись. Калининград: АтлантНИРО, 1972. С. 68-77.
93. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Том 1. Фитопланктон. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 568 с.
94. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Том 2. Зоопланктон. Часть II. М.: Агропромиздат, 1988. 258 с.

95. Расс Т.С. Класс Ланцетники (Amphioxii) / Жизнь животных. Рыбы. Том 4. Часть 1. / Под ред. Т.С. Расса. М.: Просвещение, 1971. С. 12-14.
96. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. школа, 1973. 320 с.
97. Рудяков Ю.А. Динамика вертикального распределения пелагических животных. М.: Наука, 1968. 135 с.
98. Рудяков Ю.А. О суточных вертикальных миграциях пелагических животных в районе Канарских островов // Океанология. 1979. Т. 19. № 2. С. 305-310.
99. Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана. Определитель. Киев: Наукова Думка, 1985. 240 с.
100. 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.
101. Самышев Э.З. О сравнительной уловистости сетей Бонго, изготовленных из разных газов // Экология моря. 1980. Вып. 3. С.65.
102. Семенова С.Н. Динамика развития фитопланктона в пелагиали от мыса Кап-Блан до порта Сен-Луи // Океанология промысловых районов Атлантического океана. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1975. Вып. 61. С. 56-67.
103. Семенова С.Н. Сукцессия фитоценоза в зависимости от интенсивности подъема вод у северо-западного побережья Африки // Океанологический режим промысловых районов Атлантического океана. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, 1976. Вып. LXVII. С. 87-92.
104. Семенова С. Н., Кудерский С. К. Особенности развития фитоценоза 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.

105. Сирота А.М. Структура и динамика вод в районе Канарского апвеллинга и состояние популяций пелагических рыб: автореф. дис. канд. геогр. наук // Российский государственный университет им. И. Канта. Калининград, 2003. 23 с.
106. Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М: Наука, 1983. 280 с.
107. Статистический словарь. М.: Финансы и статистика, 1989. 623 с.
108. Терехина А.Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. М: Наука, 1986. 168 с.
109. Тимонин А.Г. Структура пелагических сообществ. Количественное соотношение различных трофических группировок планктона во фронтальных зонах тропической области океана // Океанология. 1969. Т. 9. № 5. С. 846-856.
110. Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере. М.: ИНФРА, 2003. 544 с.
111. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.
112. 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.
113. 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.
114. Хромов Н.С. Особенности распределения некоторых массовых видов копепод в зонах соприкосновения с берегами северного субтропического круговорота вод Атлантического океана // Бонитет Мирового океана. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т.84. №4. М.: ВНИРО, 1973. С. 81-112.
115. Чернышков П.П., Андрианов Г.Н., Зимин А.В. и др. Методы многомерного статистического анализа в промыслово-океанологических исследованиях. Калининград: АтлантНИРО, 2003. 163 с.

116. Чернышков П.П., Сирота А.М., Тимохин Е.Н. Структура и динамика вод Канарского и Бенгельского апвеллингов в Атлантическом океане и их влияние на популяции пелагических рыб. Калининград: АтлантНИРО, 2005. 198 с.
117. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. М.: Наука, 2005 а. 281 с.
118. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 2. М.: Наука, 2005 б. 337 с.
119. Шувалов В.С. Веслоногие рачки-циклопоиды семейства *Oithonidae* Мирового океана. Л: Наука, 1980. 198 с.
120. Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Методы выделения и идентификации сообществ гидробионтов // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть VII: Учебное пособие / Под ред. Д.Б. Гелашвили. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2011. с. 121-155.
121. Яковлев В.Б. Статистика. Расчеты в Microsoft Excel. М.: КолосС, 2005. 352 с.
122. Яшнов В.А., Усачев П.И. Инструкция по сбору планктона и обработке его в полевых условиях. М.-Л.: Пищепромиздат, 1939. 23 с.
123. Afri R. Variations d'intensité de l'upwelling nord-mauritanien 1955 et 1982. Implications écologiques // Bull. Centr. Nat. Rech. Océanogr. et des pêches, Naudhibou. 1984. V. 12. №1. P. 1-30.
124. Alheit J., Niquen M. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem // Progress in Oceanography. 2004. V. 60. №2-4. P. 201-222.
125. Andreu-Puyal P. Contribución al estudio de los eufausiáceos de los alrededores de cabo Blanco (NW Africa) // Res. Exp. Client. B/O Cornide. 1976. №5. P. 77-111.
126. Arístegui 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. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling // Progress in Oceanography. 2009. №83. P. 33-48.

127. Atlas del zooplancton del Atlàntico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino // Editado por Demetrio Boltovskoy / Publicación especial del INIDEP. Mar del Plata: Argentina. 1981. 936 p.
128. Bainbridge V. Occurrence of *Calanoides carinatus* in the plankton of the Gulf of Guinea // *Nature*. 1960. № 188. P. 932-933.
129. Bakun A. Regime Shifts // *The Sea* / Ed. A.R. Robinson. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 2004. P. 971-1018.
130. Benson A.J., Trites A.W. Ecological effects of regime shifts in the Bering Sea and eastern North Pacific Ocean // *Fish and Fisheries*. 2002. V. 3. №2. P. 95-113.
131. Bowman T.E. The Distribution of Calanoid Copepods off the Southeastern United States between Cape Hatteras and Southern Florida // *Smithsonian Contributions to Zoology*. 1971. № 96. 58 p.
132. Bradford-Grieve J.M. Copepoda: Calanoida: Acartiidae // *Fiches d'Identification du Zooplancton/ICES Identification Leaflets for Plankton*. 1999. №181. 19 p. Mode of access: <http://www.ices.dk/products/fiche/Plankton/INDEX.PDF>.
133. Caddy J.F., Caribaldi L. Apparent changes in the trophic composition of world marine harvests: the perspective from the FAO capture database // *Ocean and Coastal Management*. 2000. V. 43. № 8-9. P. 615-655.
134. Carola M. Checklist of the marine planktonic copepoda of Southern Africa and their worldwide geographic distribution // *South African Journal of Marine Science*. 1994. V. 14. P. 225–253.
135. Chun C. Die verticale Verbreitung des marinen Planktons // *Comptes Rendus du VI Congrès International de Zoologie*, Berne. 1905. P. 113-128.
136. 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.
137. Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER v 6: User Manual. Tutorial. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2006. 190 p.
138. Cormack R.M. A review of classification // *J. R. Statist. Soc. Ser.* 1971. V. 134. P. 321-367.
139. Corral J. Contribución al conocimiento del plancton de Canarias. Tesis Doctoral, Universidad de Madrid. 1970. 343 pp.

140. Corral J. Copepoda: Calanoida: Calocalanidae // Fiches d'Identification du Zooplancton/ICES Identification Leaflets for Plankton. 1972. № 138. 7 p. Mode of access: <http://www.ices.dk/products/fiche/Plankton/INDEX.PDF>.
141. Cury P., Shannon L. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela // Progress in Oceanography. 2004. V. 60. № 2-4. P. 223-243.
142. Dean R.L., Connell J.H. Marine invertebrates in an algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1987. V. 109. №3. P. 217-247.
143. Fernández de Puellas M.L., Garcia-Braun J.A. Micro and mesozooplankton in Canarian waters (28°30'N, 16°06'W) // Oceanography and Marine Resources in the Eastern Central Atlantic / Eds. O. Llinas, J.A. González, M.J. Rueda. DGUE Gobierno de Canarias-Cabildo Insular de Gran Canaria, 1996. P. 69-89.
144. Fowler G.H. Contribution to our knowledge of the plankton of the Faeroe Channel // Proceeding of Zoological Society of London. 1897. V. IV. P. 523-526.
145. Grall J.-R., Laborde P., Le Corre P., Neveux J., Treguer P., Thiriot A. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région de l'Atlantique Marocain. Résultats des campagnes CINECA-CHARCOT I et III // TETHYS. 1974. V. 6. № 1-2. P. 11-28.
146. Heileman S., Tandstad M. Canary Current LME // Eds. K. Sherman, G. Hempel. The UNEP Large Marine Ecosystem Report: A perspective on changing conditions in LMEs of the world's Regional Seas / UNEP Regional Seas Report and Studies. 2009. № 182. Nairobi: Kenia. P. 131-141.
147. Hernández-Guerra A., Arístegui J., Cantón M., Nykjaer L. Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using Coastal Zone Colour Scanner data // International Journal of Remote Sensing. 1993. V. 14. №7. P. 1431-1437.
148. Hernández-León S., Almeida C., Portillo-Hahnefeld A., Gómez M., Rodríguez J.M., Arístegui J. Zooplankton biomass indices of feeding and metabolism in relation to a filament off Northwest African Upwelling zone // Journal of Marine Research. 2002. V. 60. P. 327-346.

149. Hernández-León S., Gómez M., Arístegui J. Mesozooplankton in Canary Current System: The coastal-ocean transition zone // Progress in Oceanography. 2007. V. 74. P. 397-421.
150. Herring P.J., Latz M.I., Bannister N.J., Widder E.A. Bioluminescence of the poecilostomatoid copepod *Oncaea conifera* // Marine Ecology Progress Series. 1993. V. 94. P. 297-309.
151. Hidalgo P., Escribano R., Vergara O., Jorquera E., Donoso K., Mendoza P. Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2010. V. 57. № 24-26. P. 2089-2097.
152. Kraberg A.C., Wasmund N., Vanaverbeke J., Schiedek D., Wiltshire K.H., Mieszkowska N. Regime shifts in the marine environment: The scientific basis and political context // Marine Pollution Bulletin. 2011. V. 62. P. 7-20.
153. Letaconnoux R. Court historique du projet CINECA Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer. 1982. V. 180. P. 9-10.
154. Malt S.J. Copepoda, *Oncaea* // Fiches d'Identification du Zooplankton/ICES Identification Leaflets for Plankton. 1983. № 169/170/171. 11 p. Mode of access: <http://www.ices.dk/products/fiche/Plankton/INDEX.PDF>.
155. Mantua N. Methods for detecting regime shifts in large marine ecosystems: a review with approaches applied to North Pacific data // Progress in Oceanography. 2004. V. 60. № 2-4. P. 165-182.
156. Markhaseva E.L. Calanoid copepods of the family Aetideidae of the World Ocean. St. Peterburg, Trudy Zoologicheskigo Instituta RAN. 1996. V. 268. 331 p.
157. McGowan J.A. and Brown D.M. A new opening-closed paired zooplankton net // Univ. Calif. Seripps. Inst. Oceanogr. 1966. Ref. 66-23. P. 1-56.
158. Miller C.B. Biological oceanography. Blackwell, Malden MA. 2003. 402 p.
159. Mills E.L. Biological Oceanography: An Early History, 1870-1960. NY.: Cornell University Press, 1989. 378 pp.
160. Minas H.J., Codispoti L.A., Dugdale R.C. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa // Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 1982. V. 180. P. 148-183.
161. Mittelstaedt E. The upwelling area off northwest Africa a description of phenomena related to coastal upwelling // Prog. Oceanog. 1983. V. 12. P. 307-331.

162. Mouchline J. The Biology of Calanoid Copepods // *Advances in Marine Biology*. 1998. V. 33. 149 p.
163. Murray J., Hjort J., Appellöf J. J. A., Gran H. H., Helland-Hansen B., Michael Sars. The depths of the ocean: A general account of the modern science of oceanography based largely on the scientific researches of the Norwegian steamer Michael Sars in the North Atlantic. London: Macmillan. 1912. 821 p.
164. Navarro-Perez E., Barton E.D. Seasonal and interannual variability of the Canary Current // *Scientia Marina*. 2001. V. 64. №1. P. 205-213.
165. Ostrowski M., Chernyshkov P., Gleza I., Hilmi K., Kafani S., Kraksad J.O., Makaoui A., Melin F., Orbi A. Evolution of oceanographic conditions in the permanent upwelling region off the northwest Africa 1995-2006, with consequences to distribution of pelagic stocks // *Eastern Boundary Upwelling Ecosystems Symposium: integrative and comparative approaches*. 2-6 June 2008, Las Palmas, Grand Canaria, Spain. P. 76-77.
166. Ottersen G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P.C. Ecological effects of the North Atlantic Oscillation // *Oecologia Aquatica*. 2001. V. 128. P. 1-14.
167. Ould Taleb Ould Sidi M.M. Les ressources de petits pélagiques en Mauritanie et dans la zone nord ouest africaine: variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic: these pour obtenir la grade de Docteur de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes: 10.10.2005. 276 p. Mode of access: <http://www.agrocampus-ouest.fr/halieuistique/pdf/647.pdf>
168. Overland J.E., Rodionov S., Minobe S., Bond N. North Pacific regime shifts: Definition, issue and recent transitions // *Progress in Oceanography*. 2008. V. 77. № 2-3. P. 92-102.
169. Overland J.E., Alheit J., Bakun A., Hurrell J.W., Mackas D.L., Miller A.J. Climate controls on marine ecosystems and fish populations // *Journal of Marine Systems*. 2010. V. 79. № 3-4. P. 305-315.
170. Pielou E.C. The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections // *Journal of Theoretical Biology*. 1966. V. 13. P. 131-144.
171. Pierrot-Bults A.C. Zoogeographic patterns in chaetognaths and some planktonic organisms // *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdams*. 1976. V. 5. P. 59-72.
172. Posgay J.A., Marak R.R. The MARMAP BONGO Zooplankton Samplers // *J. Northw. Atl. Fish. Science*. 1980. V. 1. P. 91-99.

173. Postel L, Arndt E.A., Brenning U. Rostock zooplankton studies off West Africa // *Helgolan Marine Research*. 1995. V. 49. № 1-4. P. 829–847.
174. Razouls S., Razouls C., De Bovee F. Biodiversity and biogeography of Antarctic copepods // *Antarctic Science*. 2000. V. 12. №3. P. 343-362.
175. Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods // *Electronic resource*. 2005-2012. Mode of access: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>.
176. Rollwagen Bollens G. C., Landry M. R. Biological response to iron fertilization in the eastern equatorial Pacific (IronEx II). II. Mesozooplankton abundance, biomass, depth distribution and grazing // *Marine Ecology Progress Series*. 2000. V. 201. P. 43-56.
177. Rose M. Copépodes pélagiques // *Faune de France*. 1933. V. 26. 1-374 p.
178. Roy C., Cury P. Decadal environmental and ecological changes in the Canary Current Large Marine Ecosystem and adjacent waters: Patterns of connections and teleconnections // *Large Marine Ecosystems of the World - trends in exploitation, protection and research* / Eds. G. Hempel and K. Sherman. Large Marine Ecosystems series Blackwell Science: MaldenUSA, 2003. P. 255-277.
179. Ryther J.H. Photosyntheses and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the World Ocean // *Science*. 1969. № 166. P. 72-76.
180. Sherman K. Large marine ecosystems as global units for marine resources management – an ecological perspective // *Large Marine Ecosystem. Stress, Mitigation and Sustainability* / Eds. K. Sherman, L.M. Alexander, B.D. Gold. AAAS Publications: Washington, 1993. P. 3-14.
181. Sherman K., Duda A.M. Large Marine Ecosystems: An Emerging Paradigm for Fishery Sustainability // *Fisheries*. 1999. V. 24. №12. P. 15–26.
182. Schnack S.B. Functional morphology of feeding appendages in calanoid copepods // *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea* / Ed. by B.E. Felgenhauer. Rotterdam: Balkema, 1989. P. 137-152.
183. Shulz K. The vertical distribution of calanoid copepods north of Cape Blanc // *Rapp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer*. 1982. V. 180. P. 297-302.

184. Somoue L., Elkhiaati N., Ramdani M., Lam Hoai T., Ettahiri O., Berraho A., Do Chi T. Abundance and structure of copepod communities along the Atlantic coast of southern Morocco // *Acta Adriatica*. 2005. V. 46. №1. P. 63-76.
185. Stöhr S., Schulz K., John H.-Ch. Population structure and reproduction of *Calanus helgolandicus* (Copepoda, Calanoida) along the Iberian and Moroccan slope // *Helgoländer Meeresunters.* 1996. V. 50. P. 457-475.
186. Thiriot A. Zooplankton Communities in the West African Upwelling Area // *Upwelling Ecosystems* / Eds. R. Boje, M. Tomzak. Berlin: Springer-Verlag, 1978. P. 32-61.
187. Turner J.T. The feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish // *NOAA Tech. Rep.* 1984 a. NMFS 7. P. 1-28.
188. Turner J.T. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Temora turbinata* and *T. stylifera* from continental shelf and slope waters near the mouth of the Mississippi River// *Marine Biology*. 1984 b. V. 82. P. 73-83.
189. Vives F. Le zooplancton et les masses d'eau des environs du Cap Blanc // *Tethys*. 1974. V. 6. №1-2. P. 313-318.
190. Vives F. Sur les copépodes de la région CINECA (Parties nord et centrale) // *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 1982. V. 180. P. 289-296.
191. Walsh J.J., Kelley J.C., Whiteledge T.E., MacIsaac J.J., Huntsman S.A. Spin-up of the Baja California upwelling ecosystem // *Limnology and Oceanography*. 1974. V. 19. №4. P. 553-572.
192. Weikert H. Some features of zooplankton distribution in the upper 200 m in the upwelling region off Northwest Africa // *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 1982. V. 180. 280-288 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

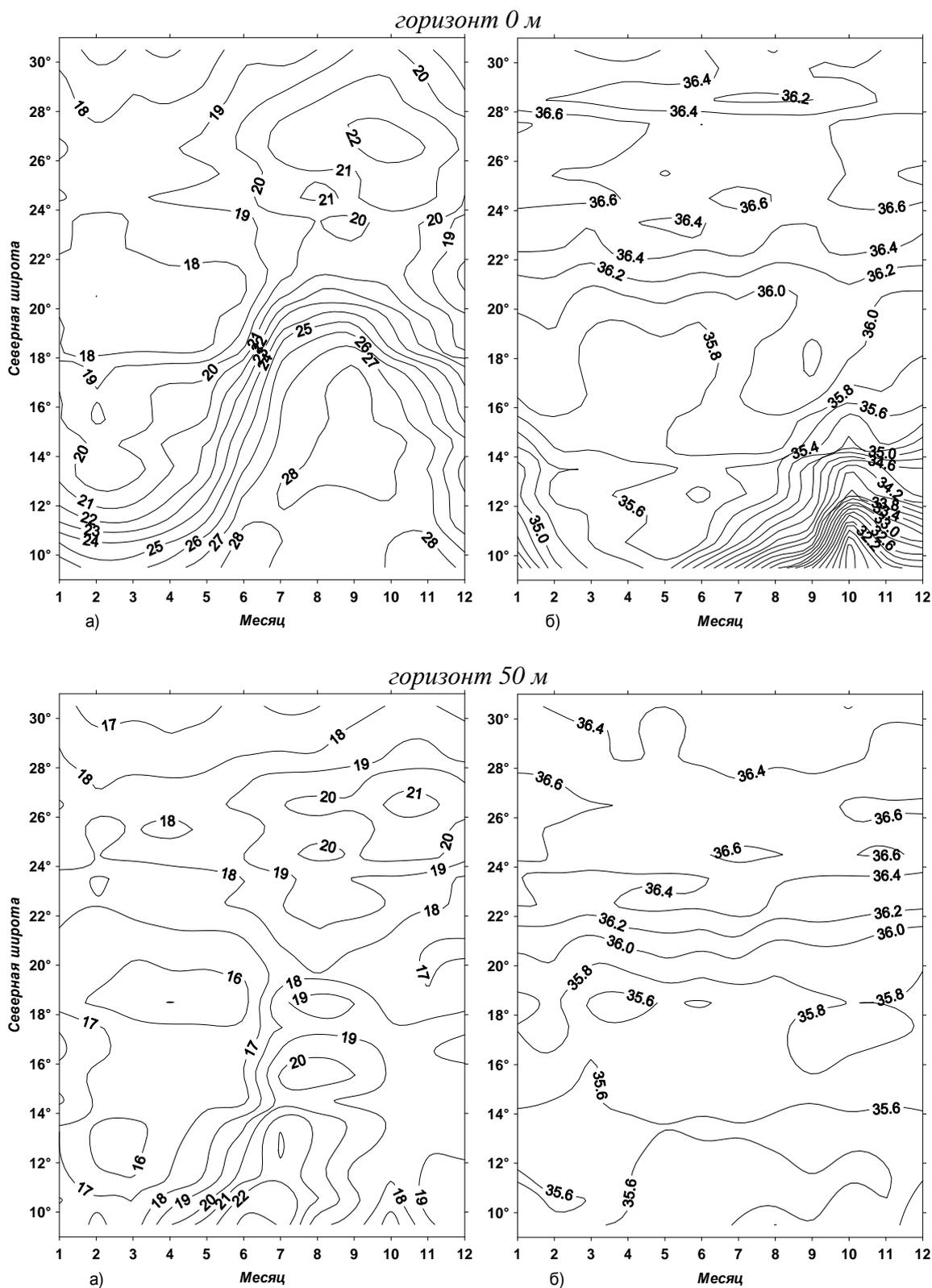


Рис. 1. Внутригодовая изменчивость температуры, °С (а) и солёности, ‰ (б) воды на горизонтах 0 и 50 м в районе Канарского апвеллинга (Чернышков и др., 2005)

горизонт 100 м

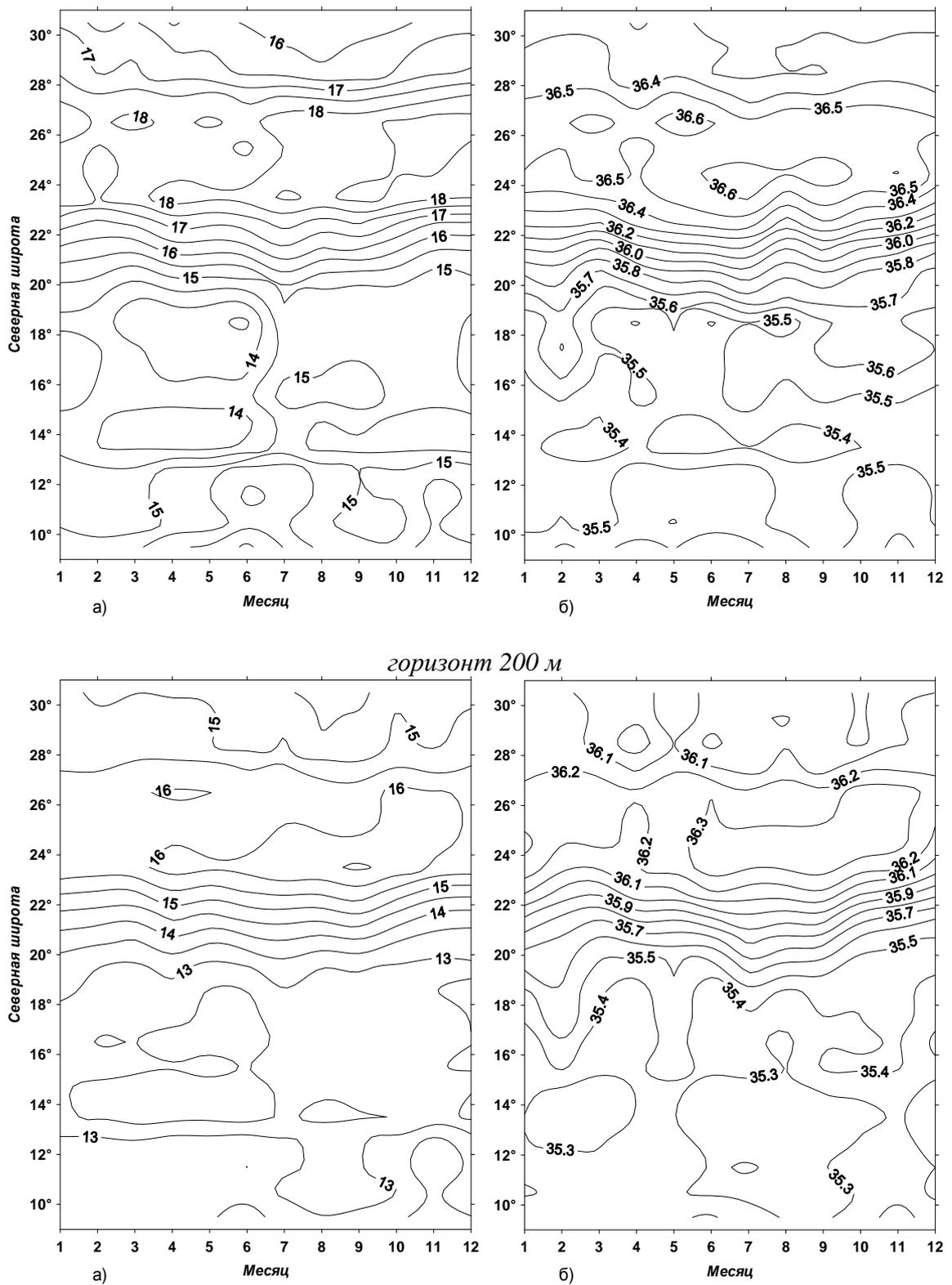


Рис. 2. Внутригодовая изменчивость температуры, °С (а) и солёности, ‰ (б) воды на горизонтах 100 и 200 м в районе Канарского апвеллинга (по Чернышков и др., 2005)

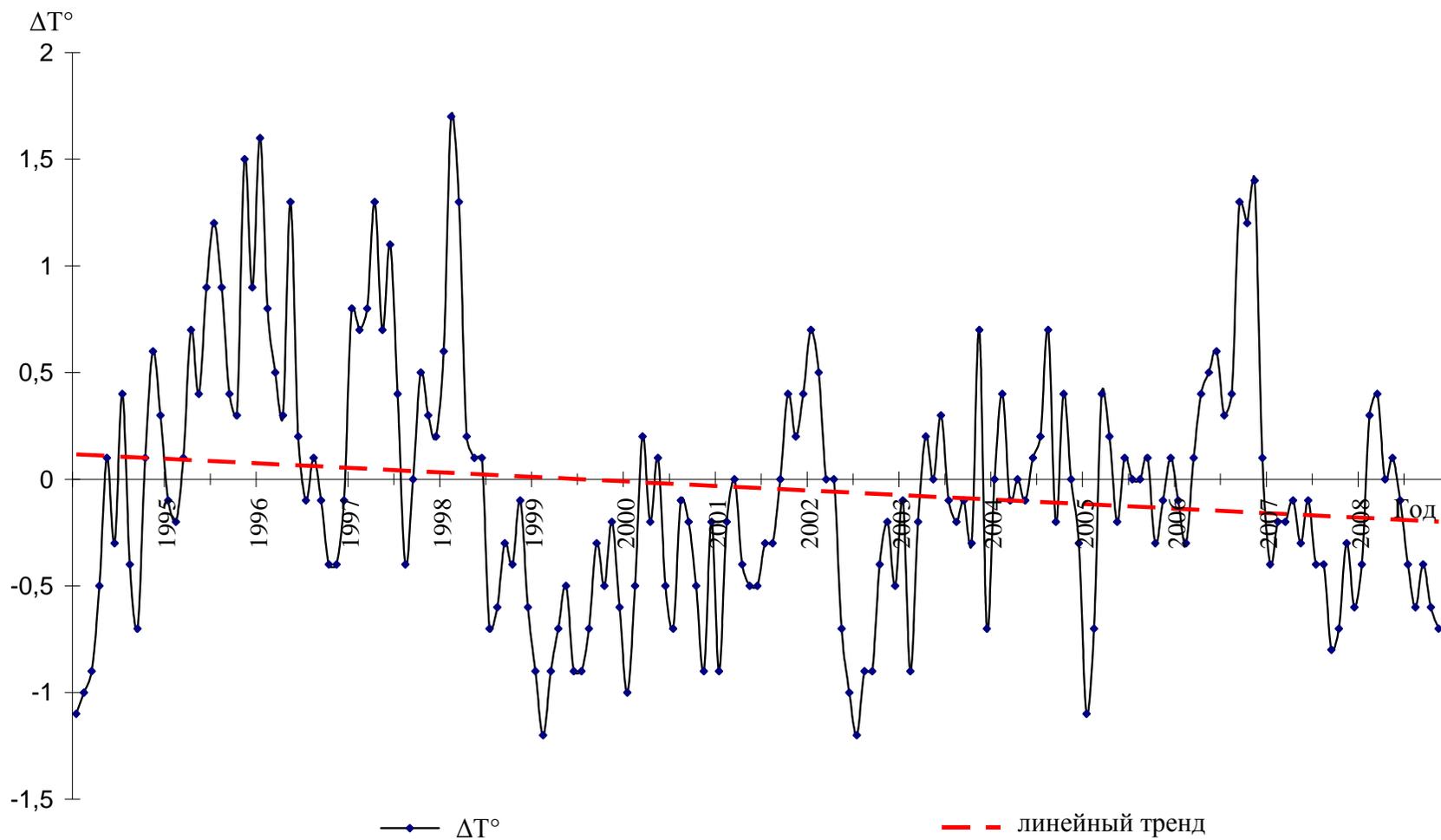


Рис. 3. Изменчивость отклонений температуры поверхности океана (ΔT°) вдоль побережья Западной Сахары (21-26° с.ш.) (Кудерский, неопубликованные данные)

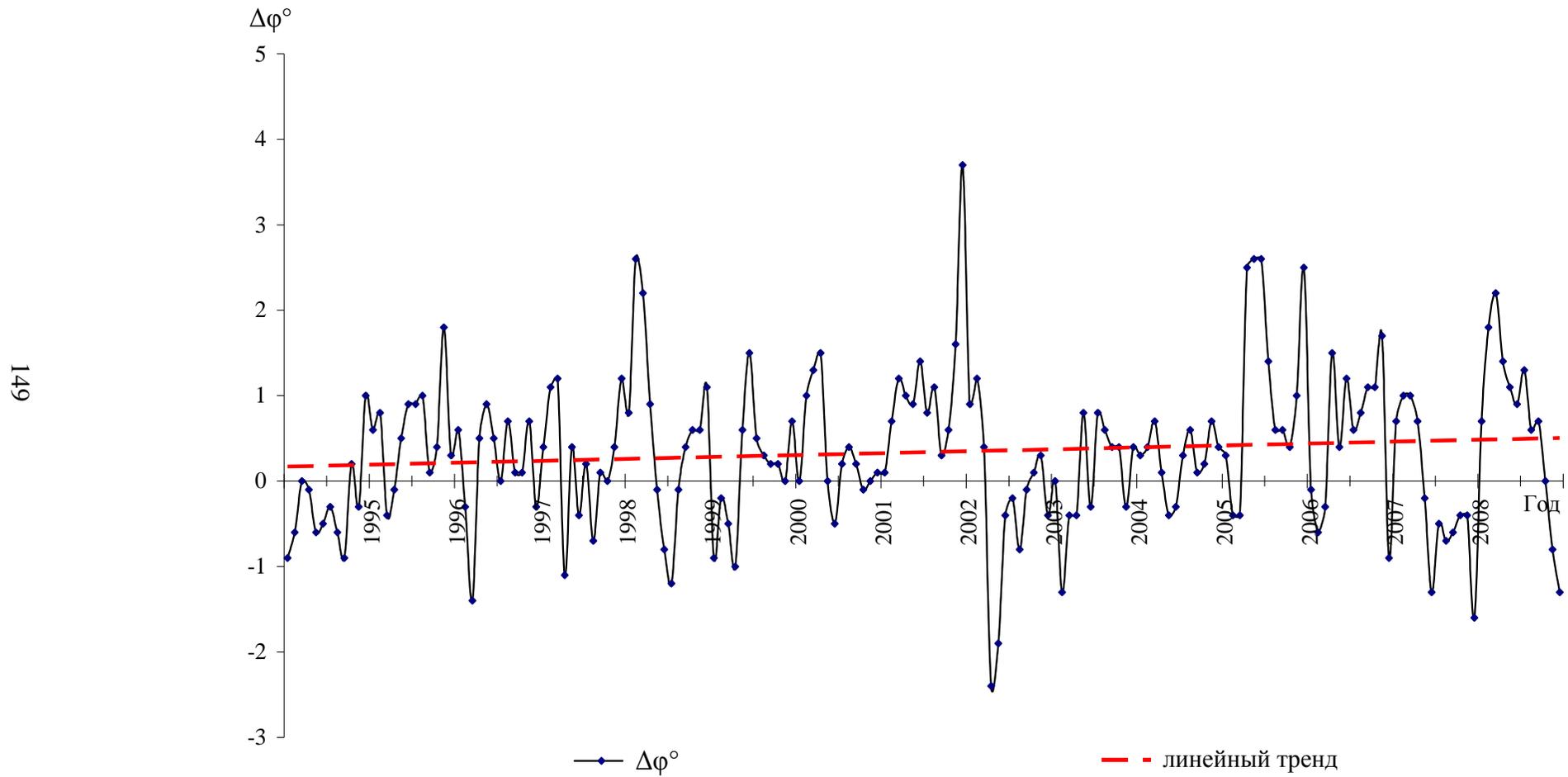


Рис. 4. Изменчивость отклонений широтного положения ($\Delta\varphi^\circ$) Сенегало-Мавританского фронта вдоль $17,5^\circ$ з.д. (по изотерме $24,0^\circ\text{C}$) (Кудерский, неопубликованные данные)

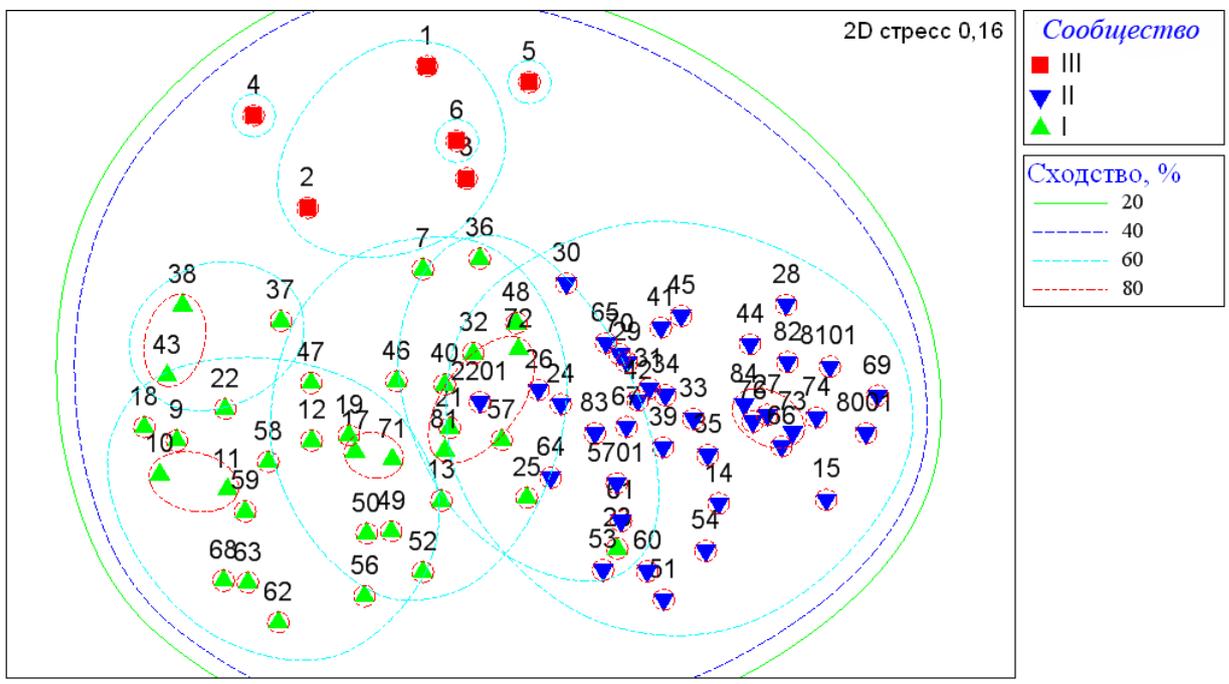
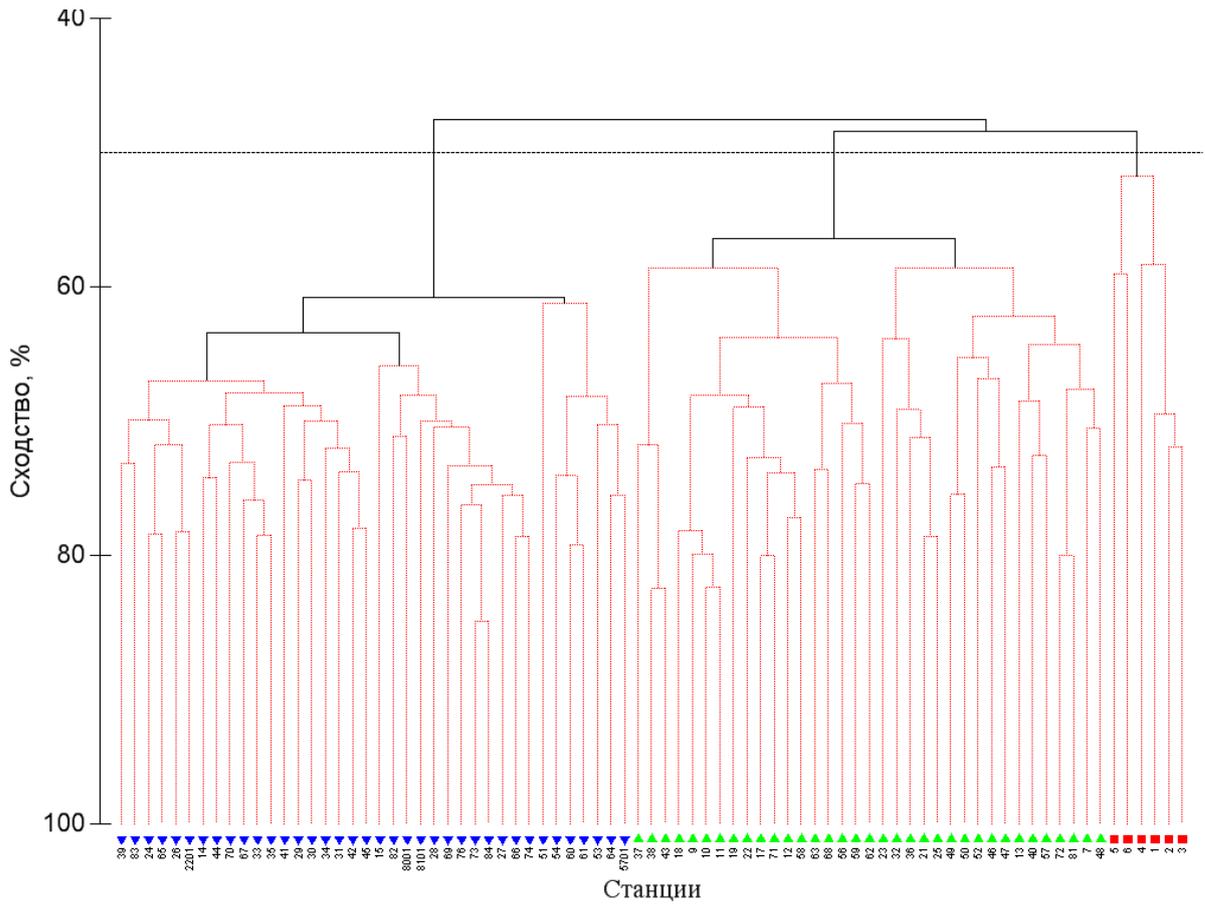


Рис. 5. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона зимой 1993/94 г.

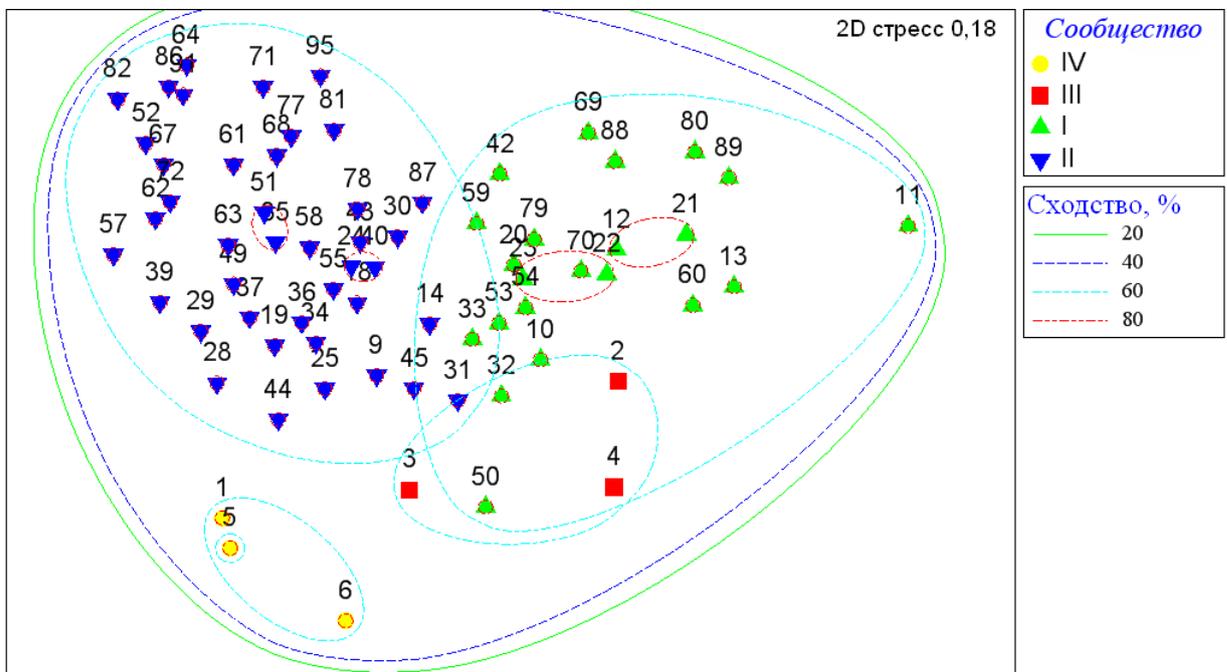
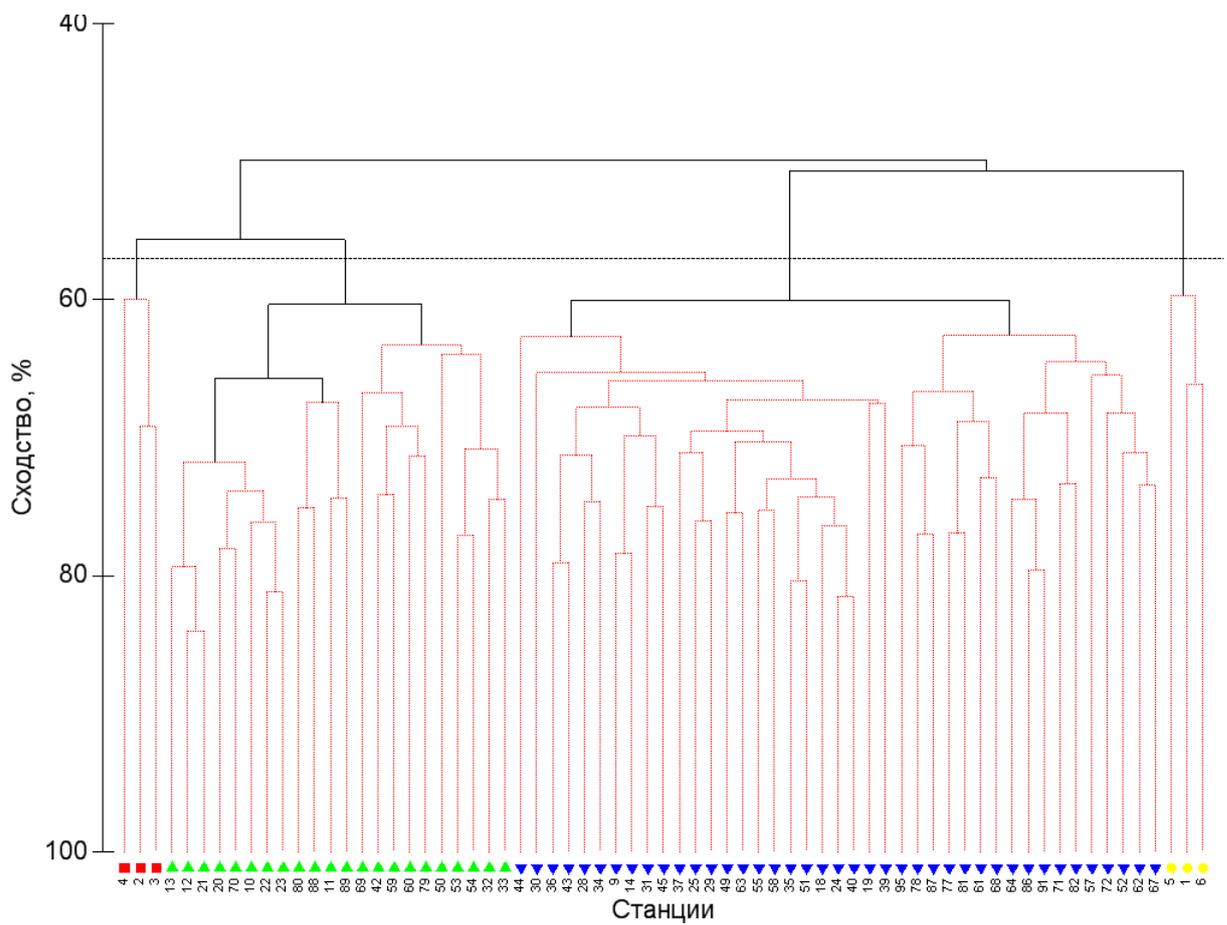


Рис. 6 Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона зимой 1994/95 г.

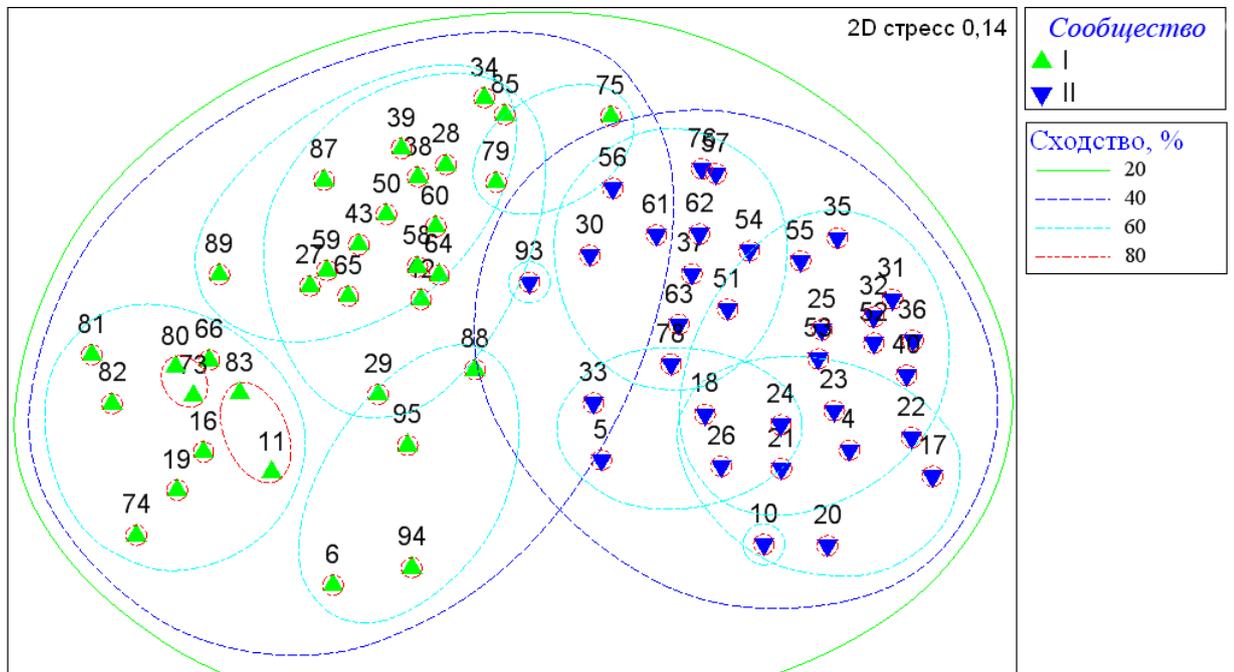
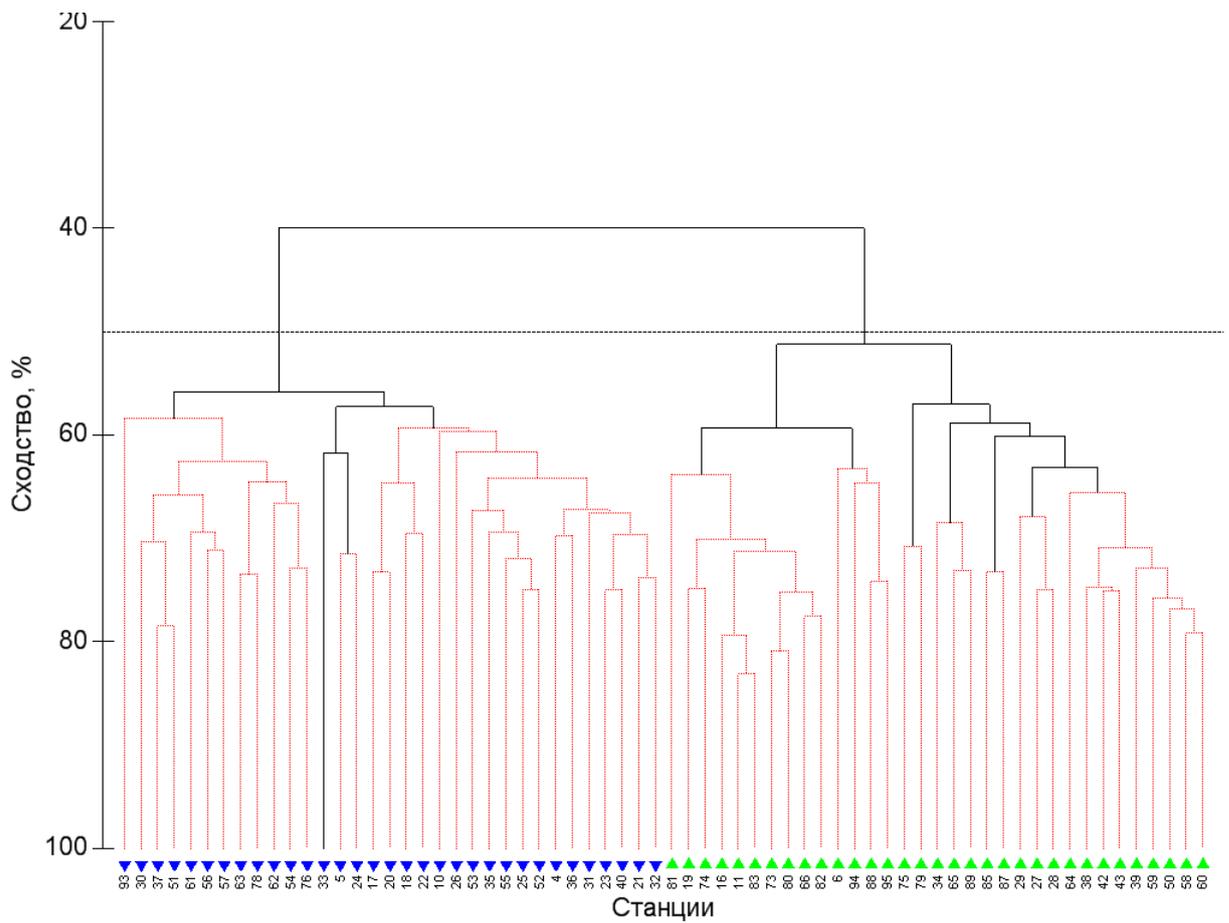


Рис. 7. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона зимой 1996/97 г.

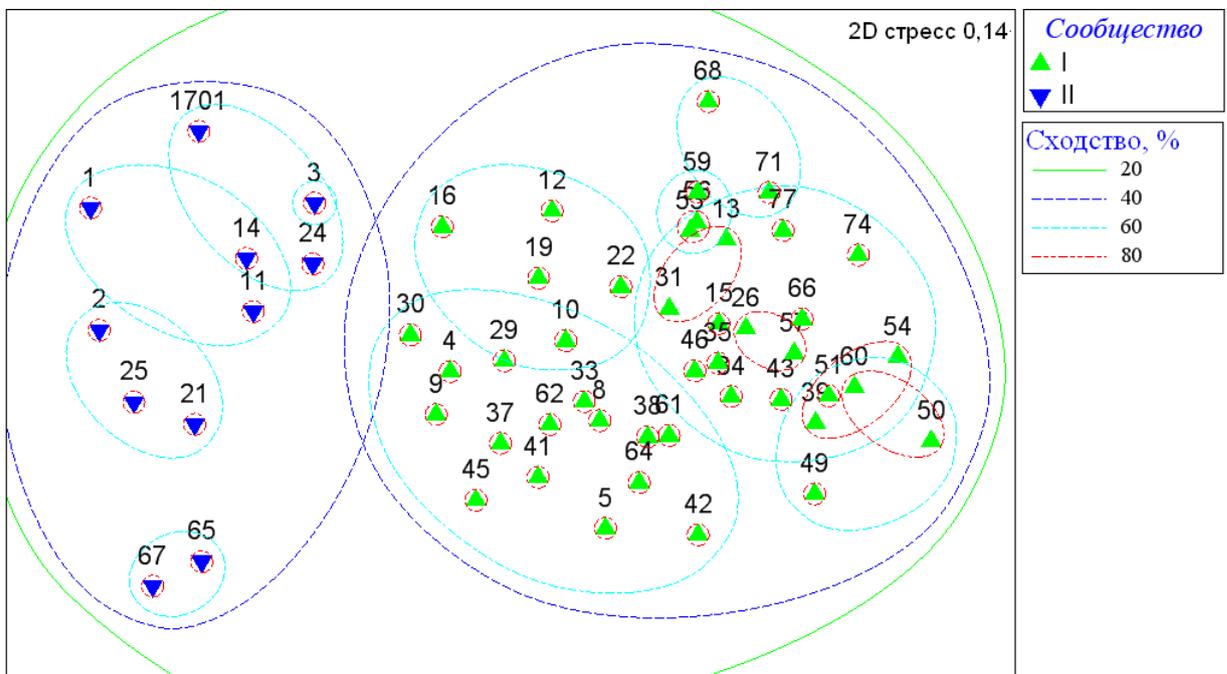
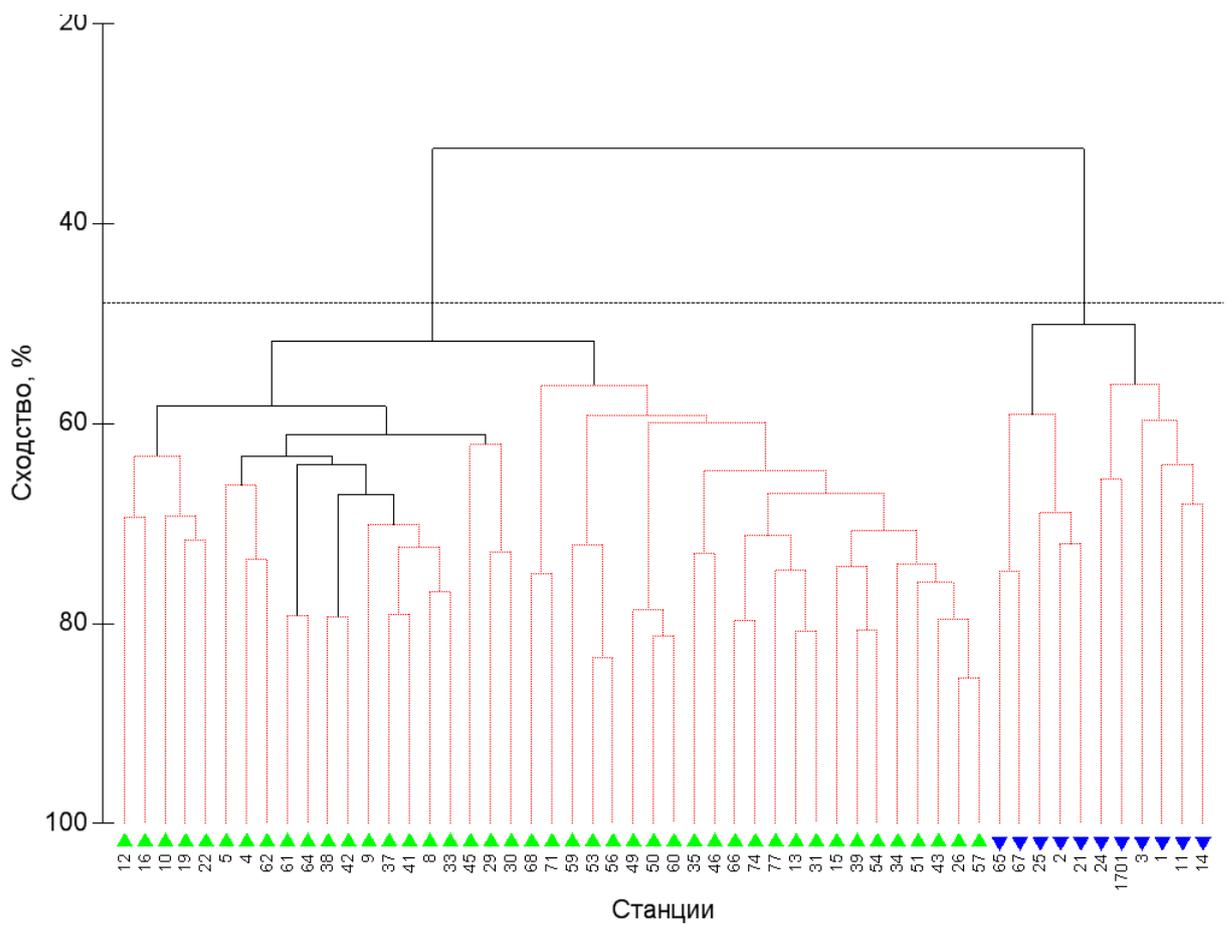


Рис. 8. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона зимой 1997/98 г.

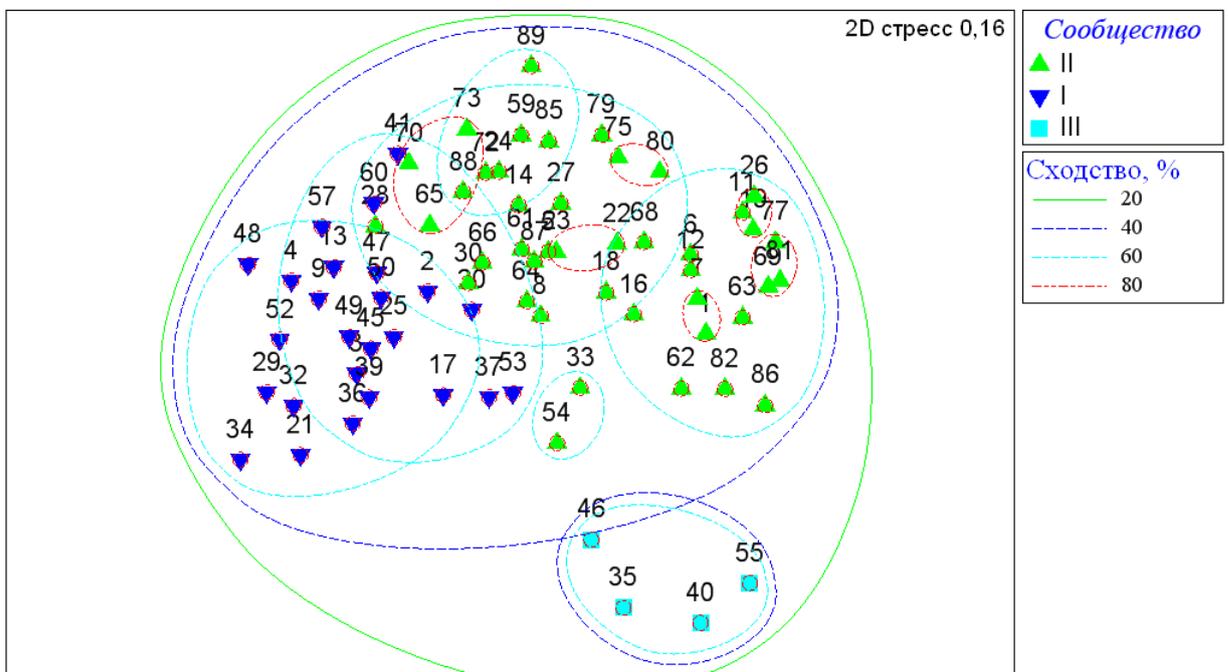
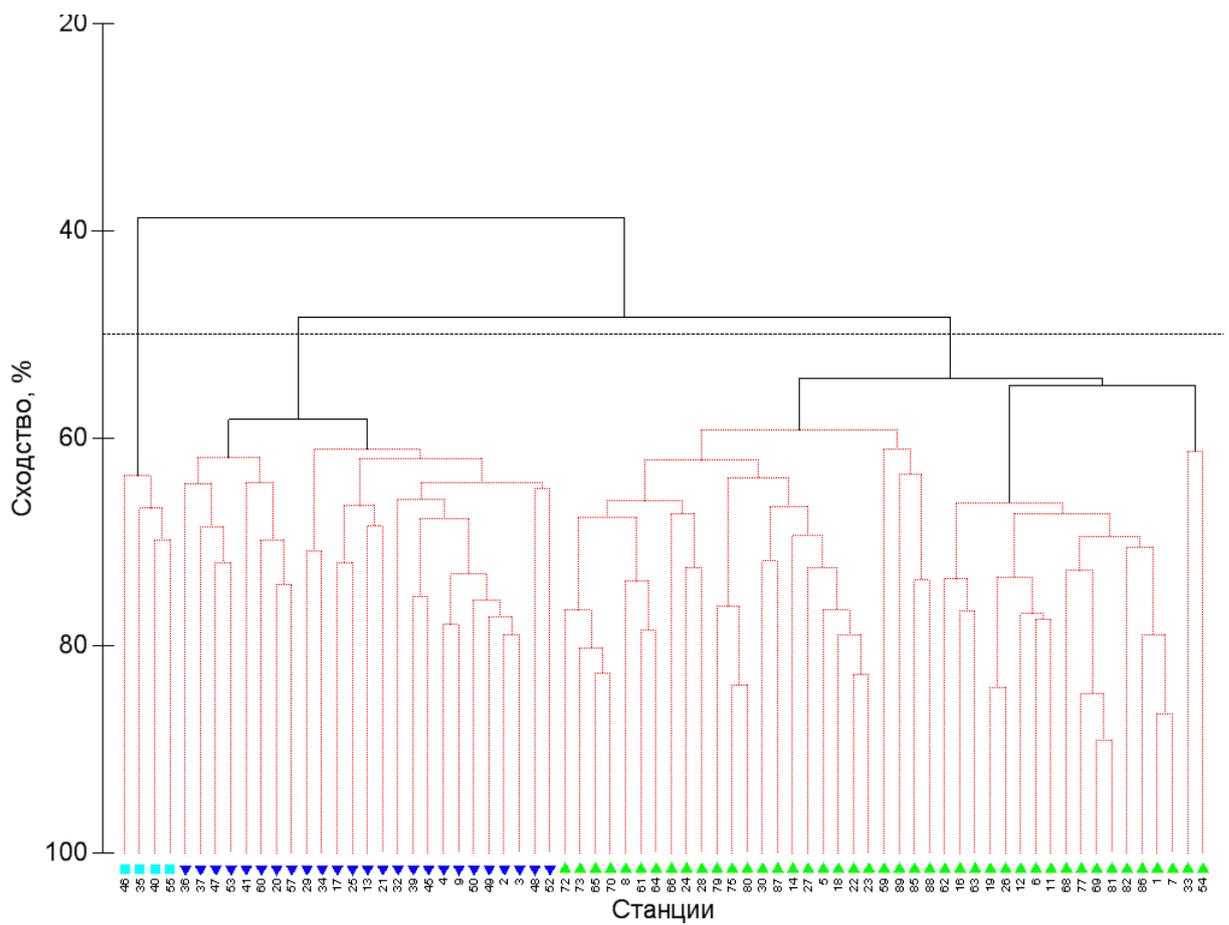


Рис. 9. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона зимой 1998/99 г.

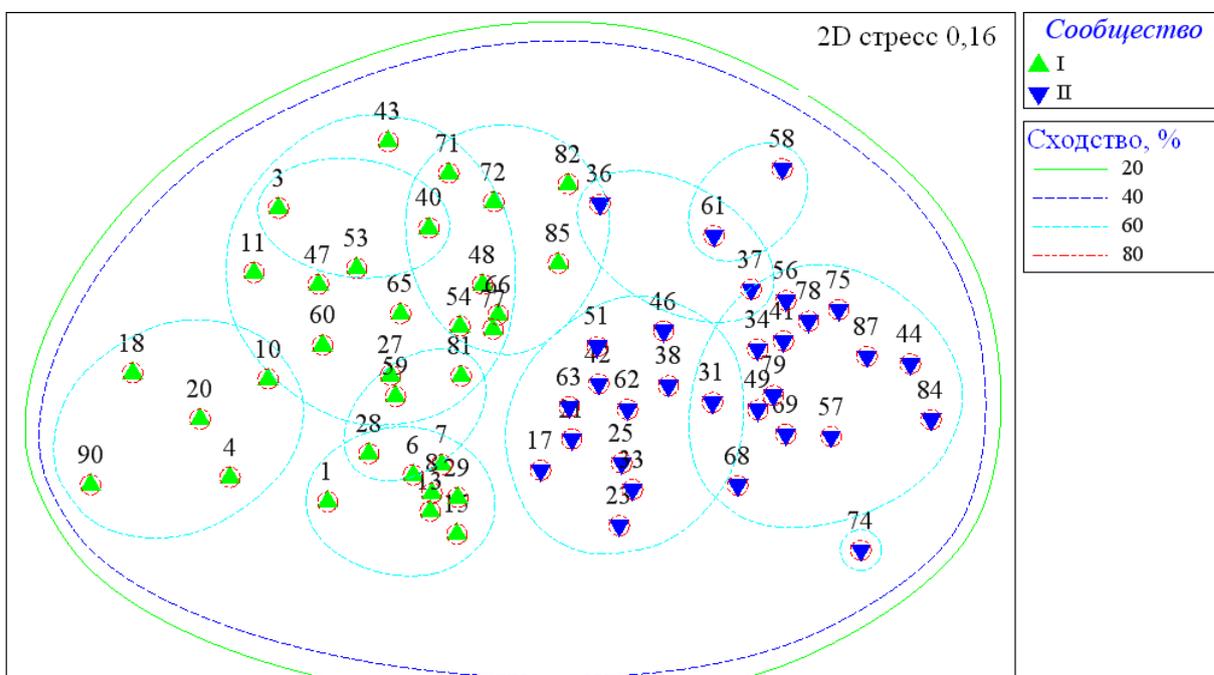
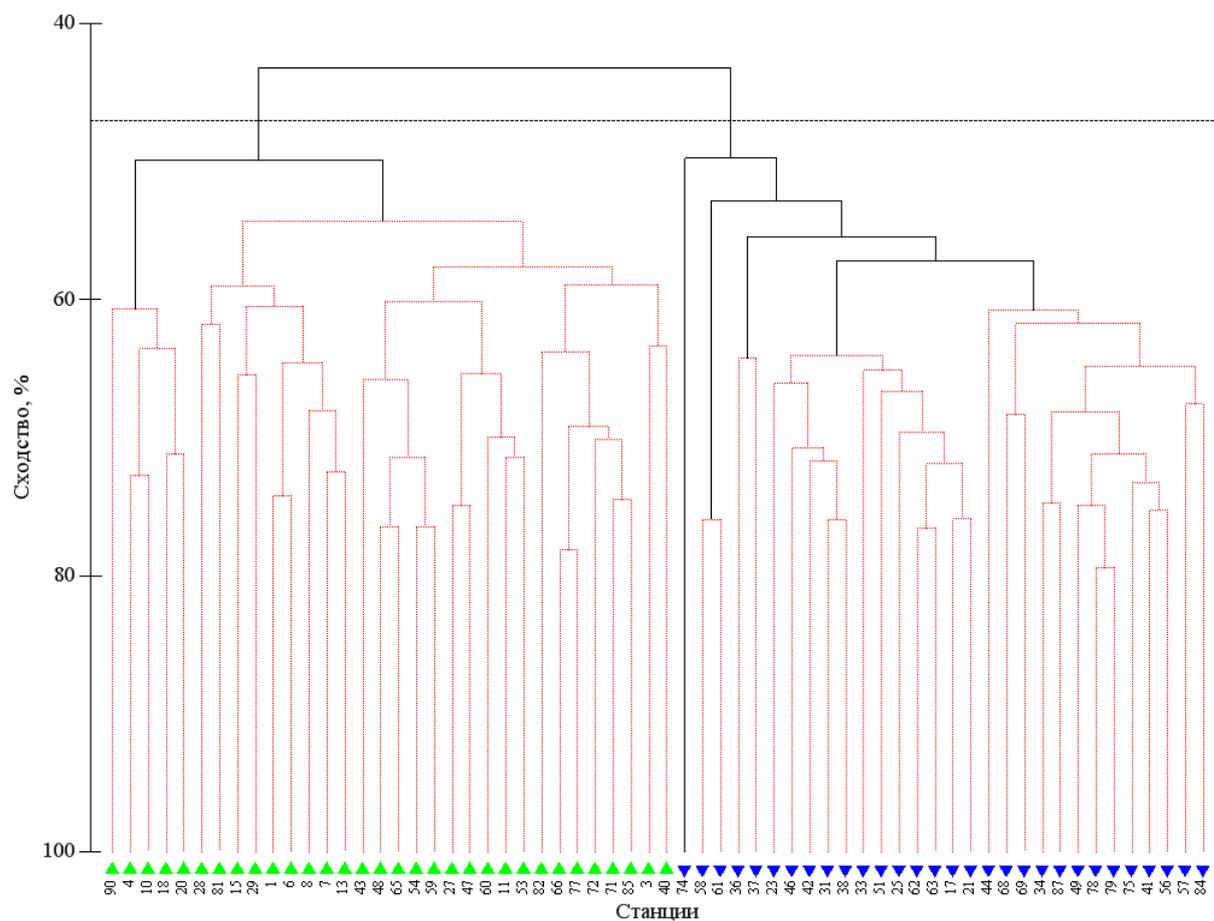


Рис. 10. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 1994 г.

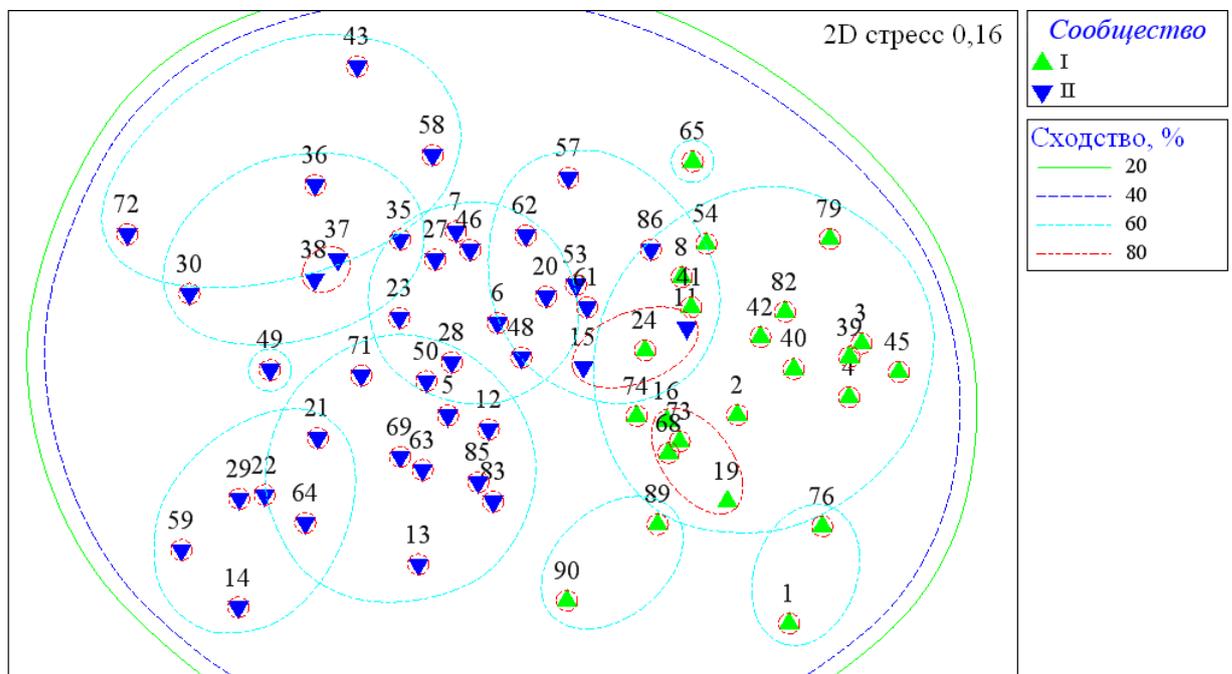
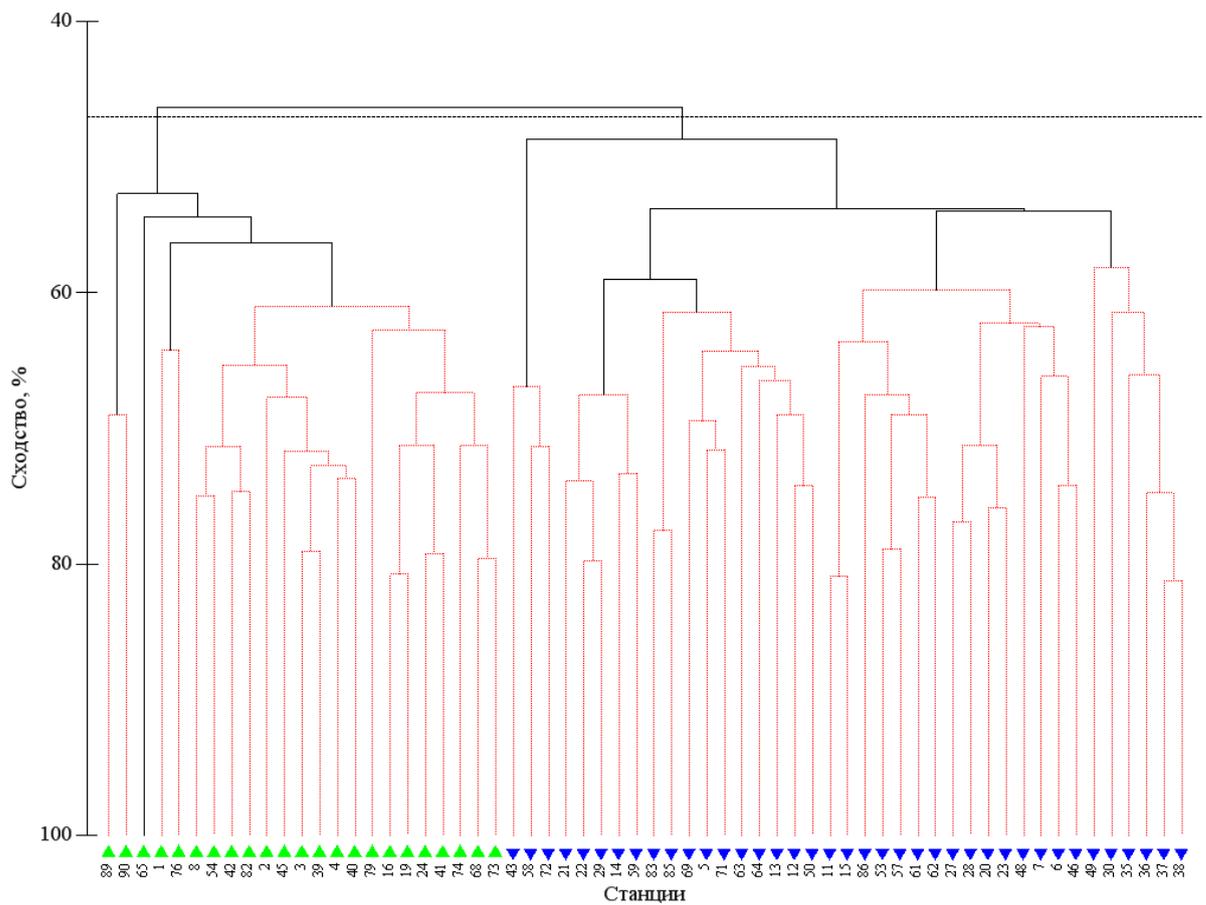


Рис. 11. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 1995 г.

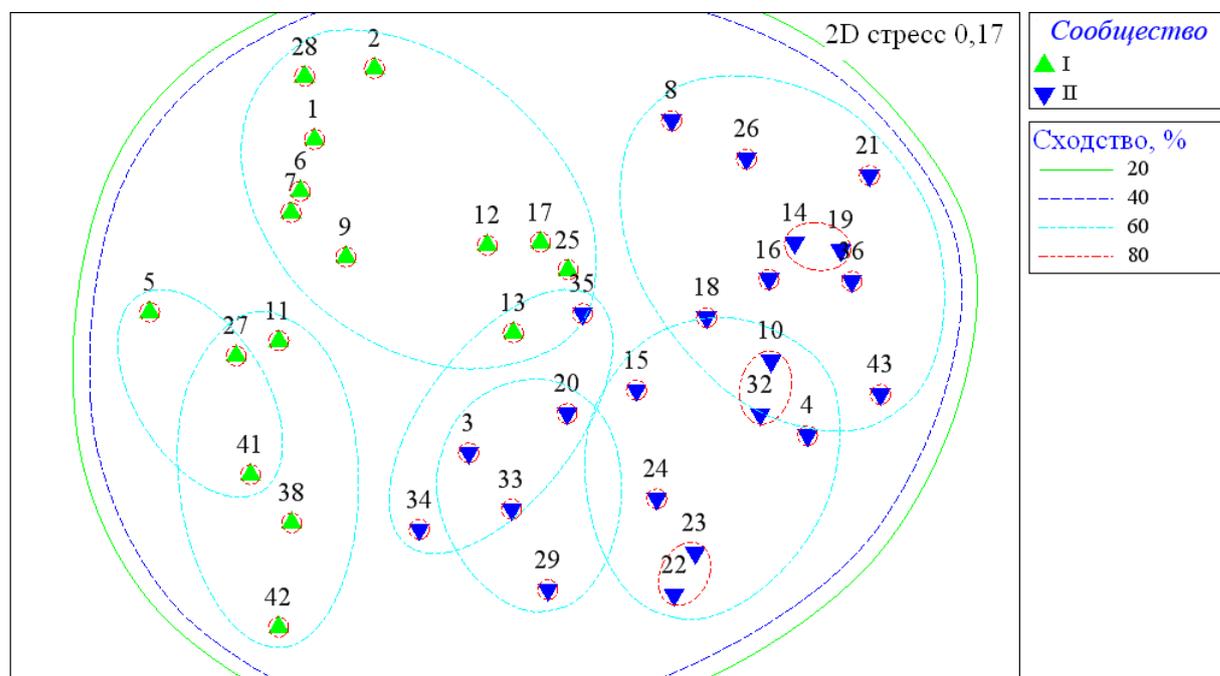
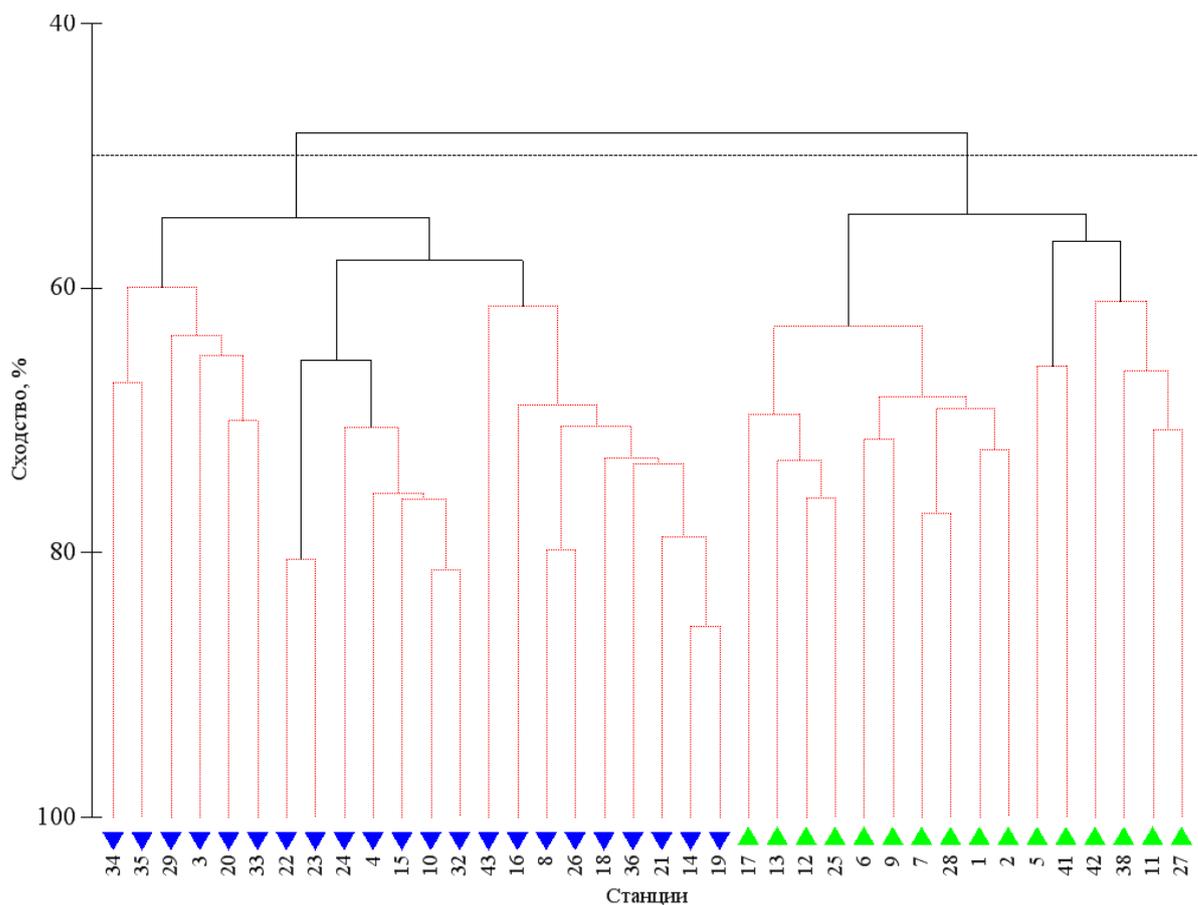


Рис. 12. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизированных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 1996 г.

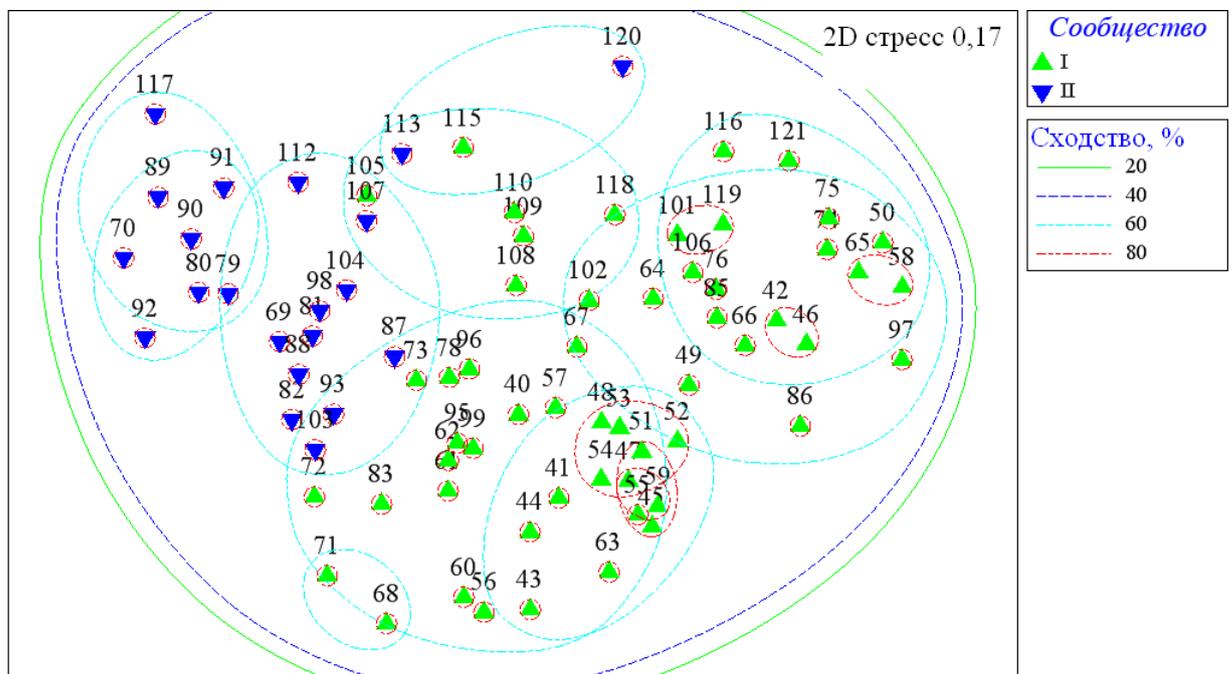
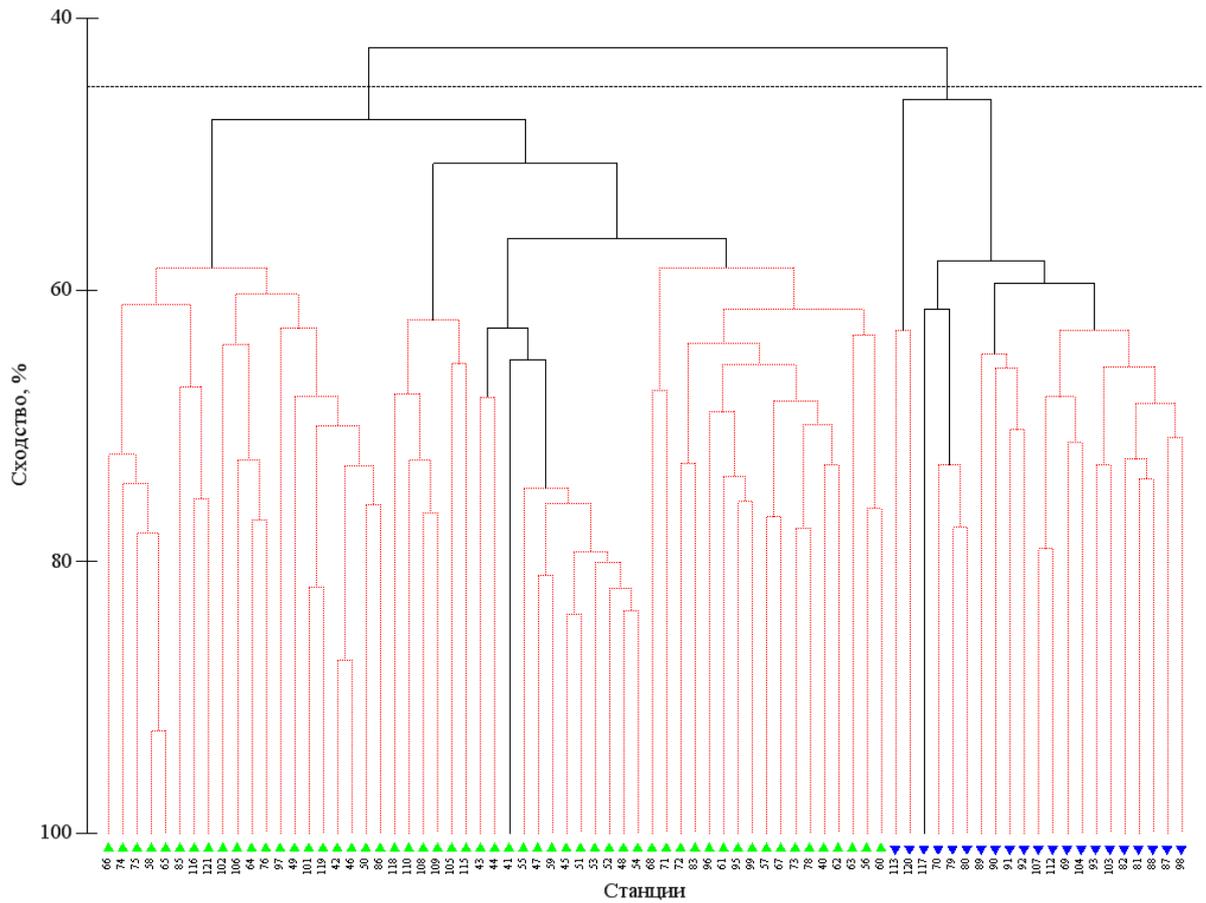


Рис. 13. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 1997 г.

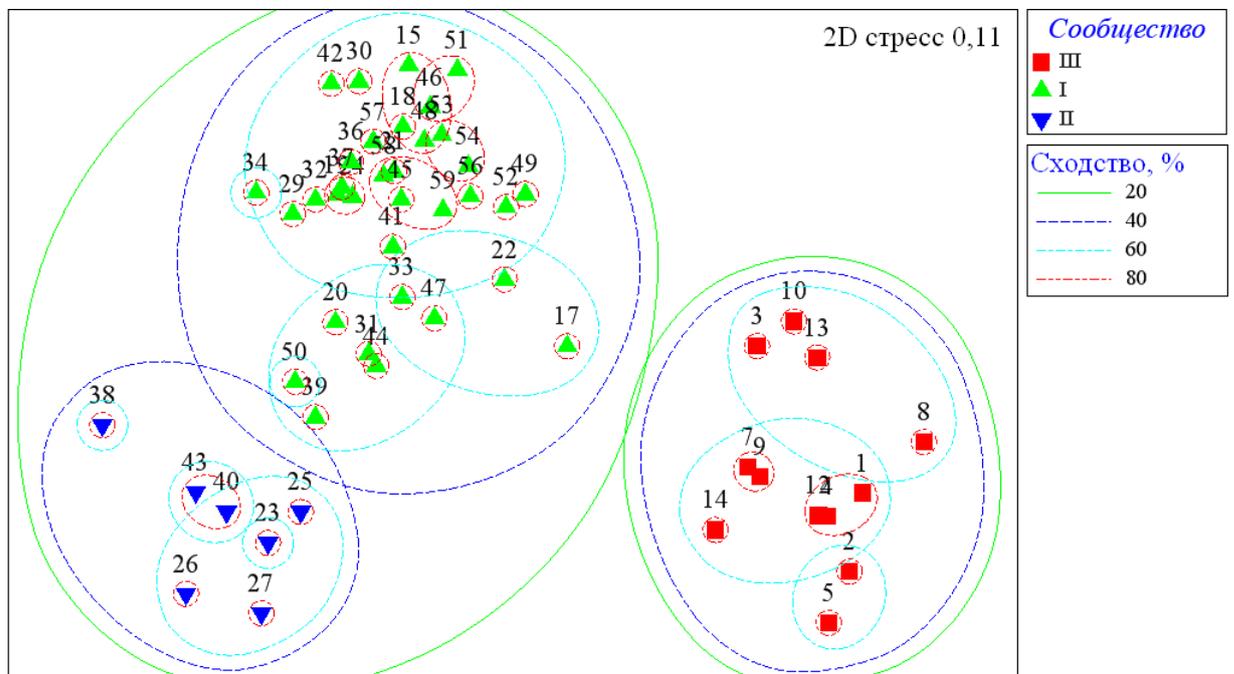
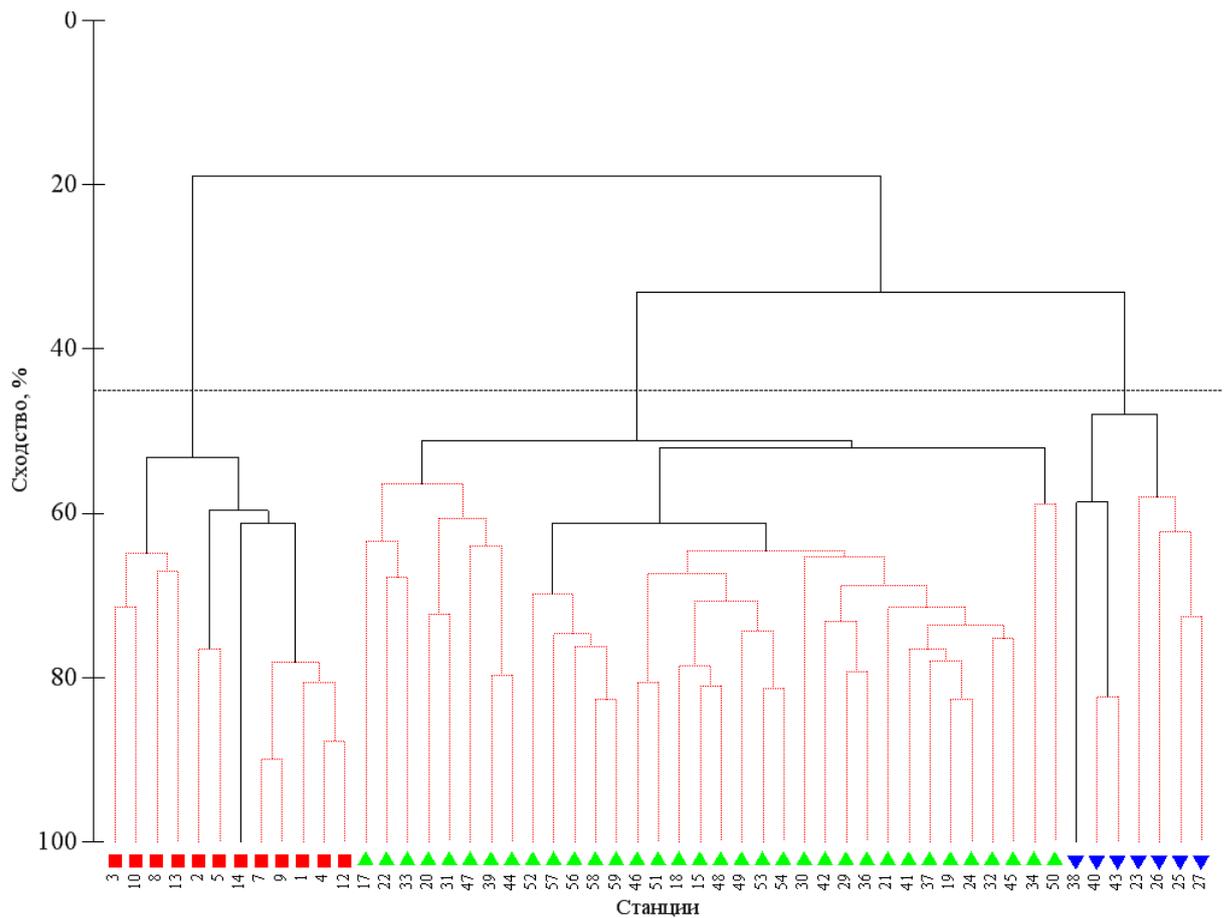


Рис. 14. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизированных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 1998 г.

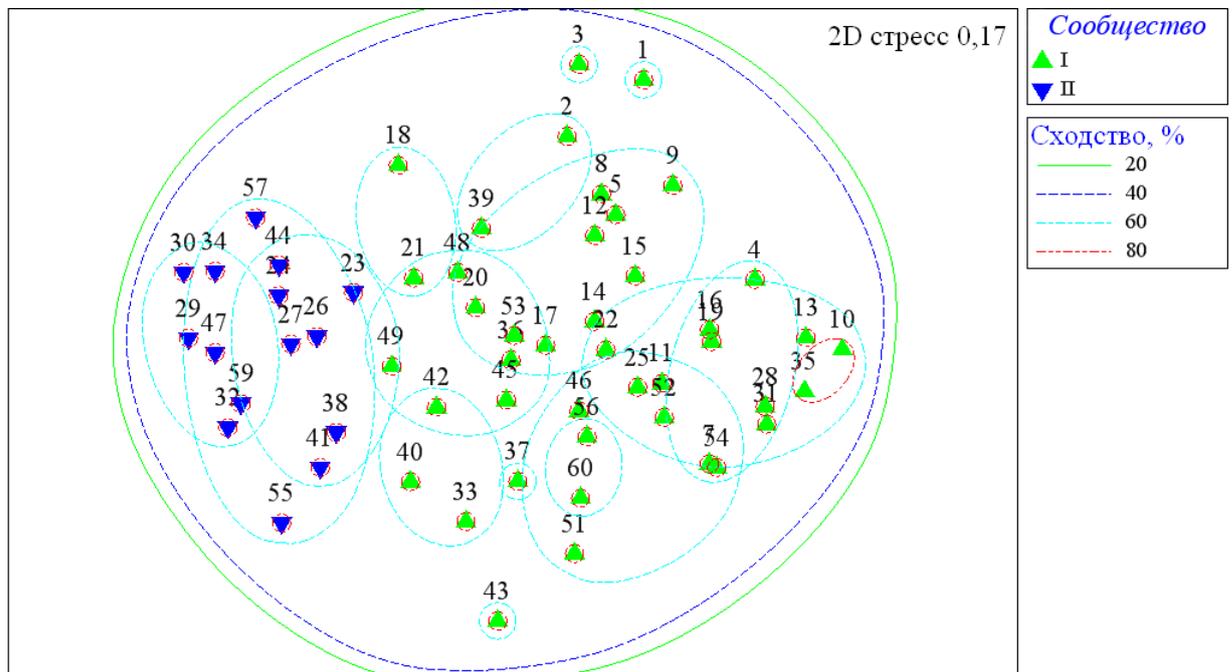
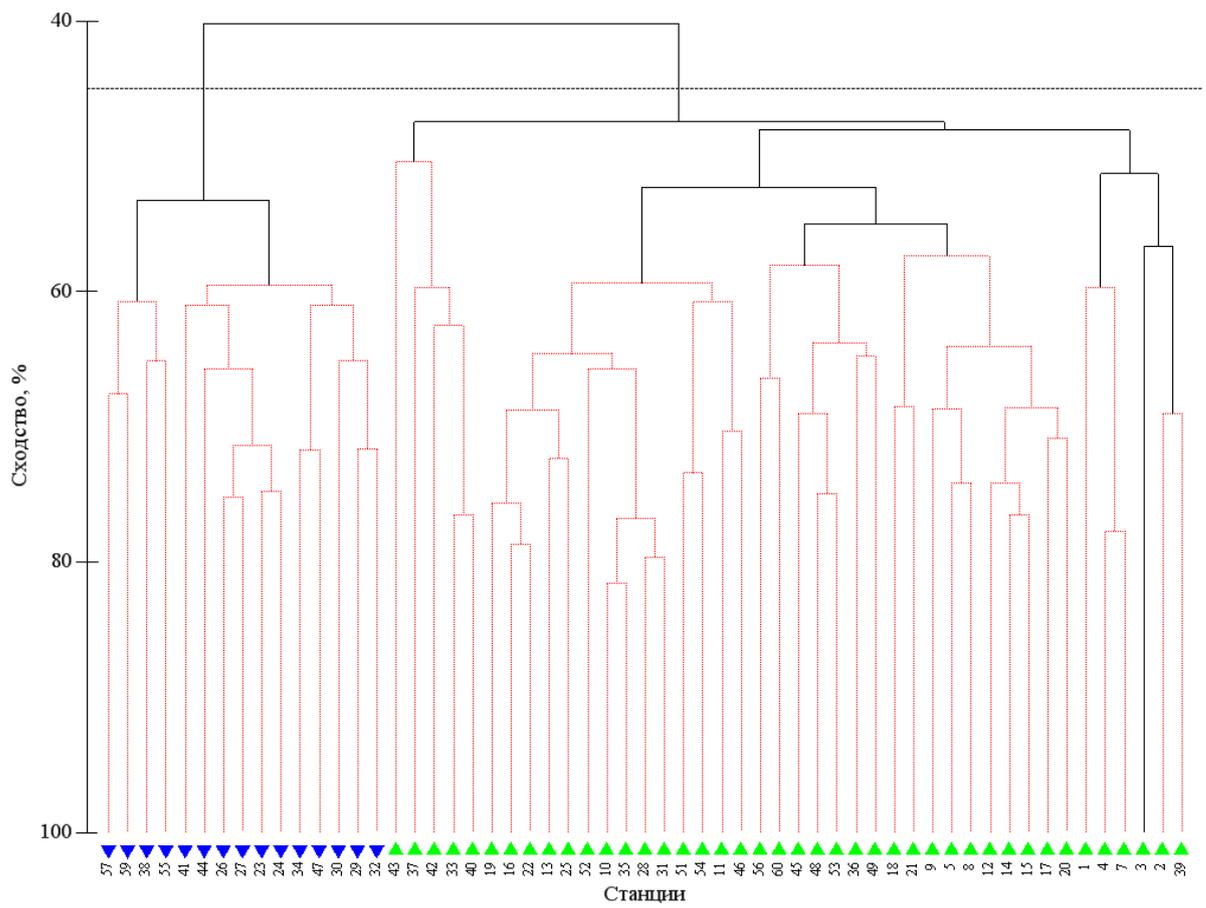


Рис. 15. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 1999 г.

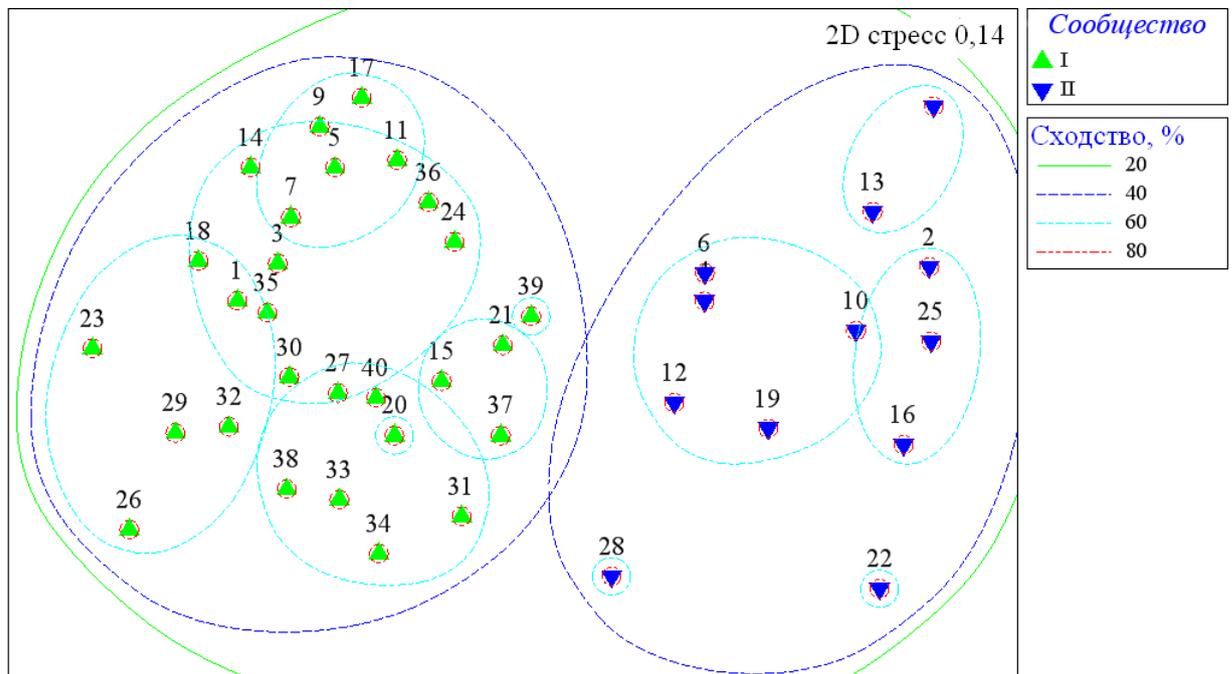
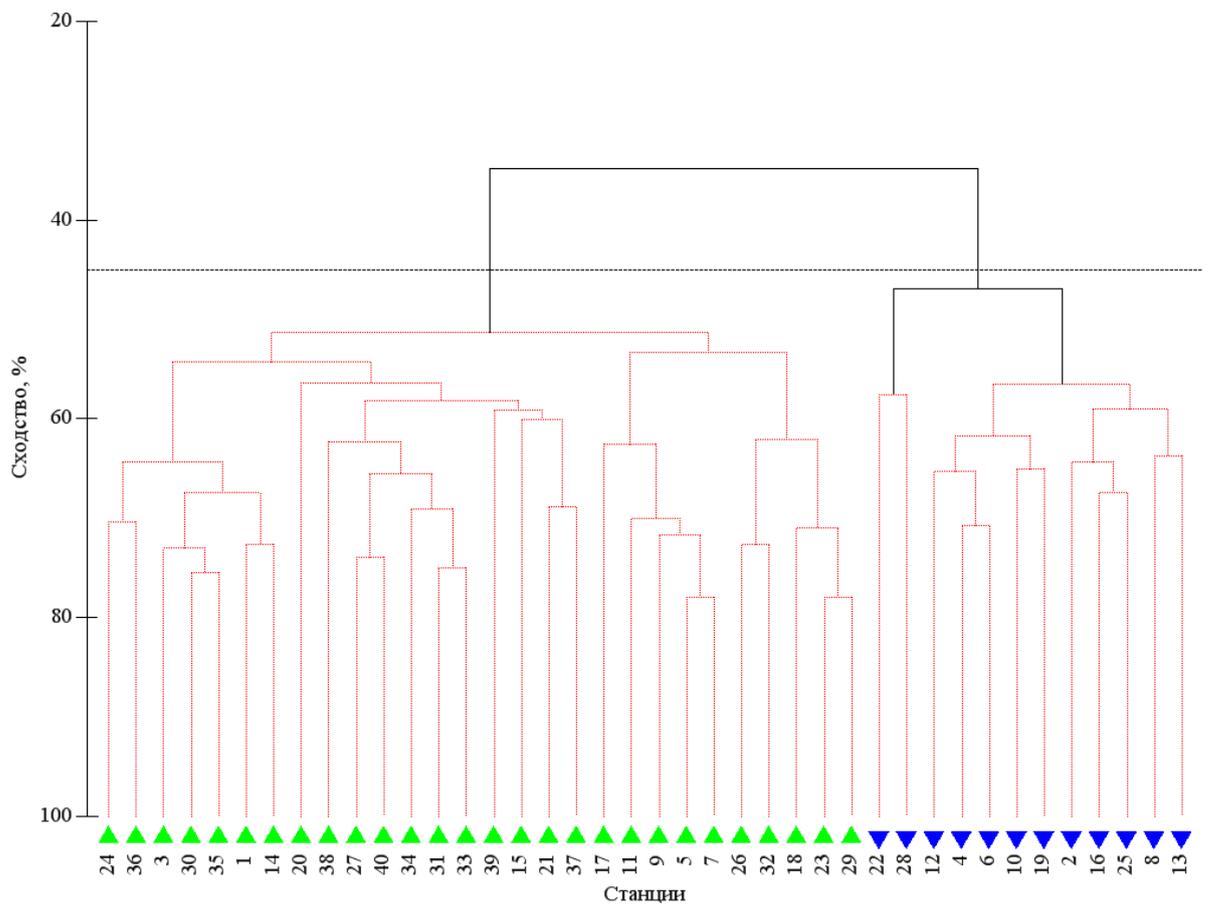


Рис. 16. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 2004 г.

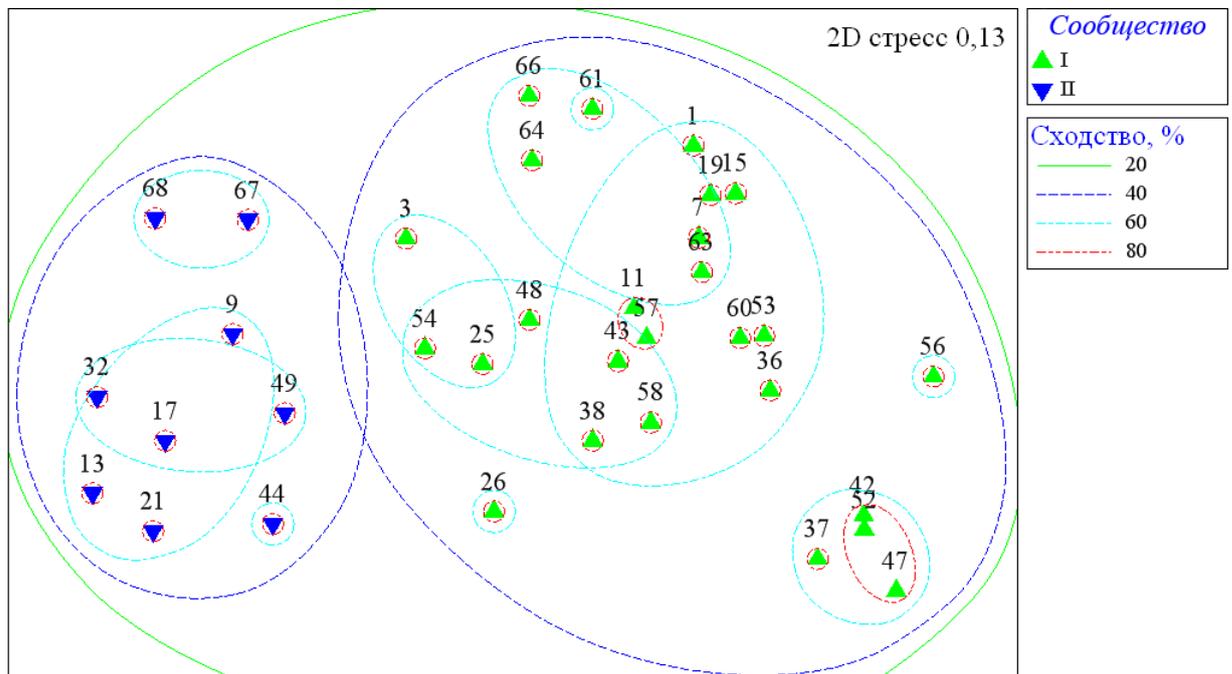
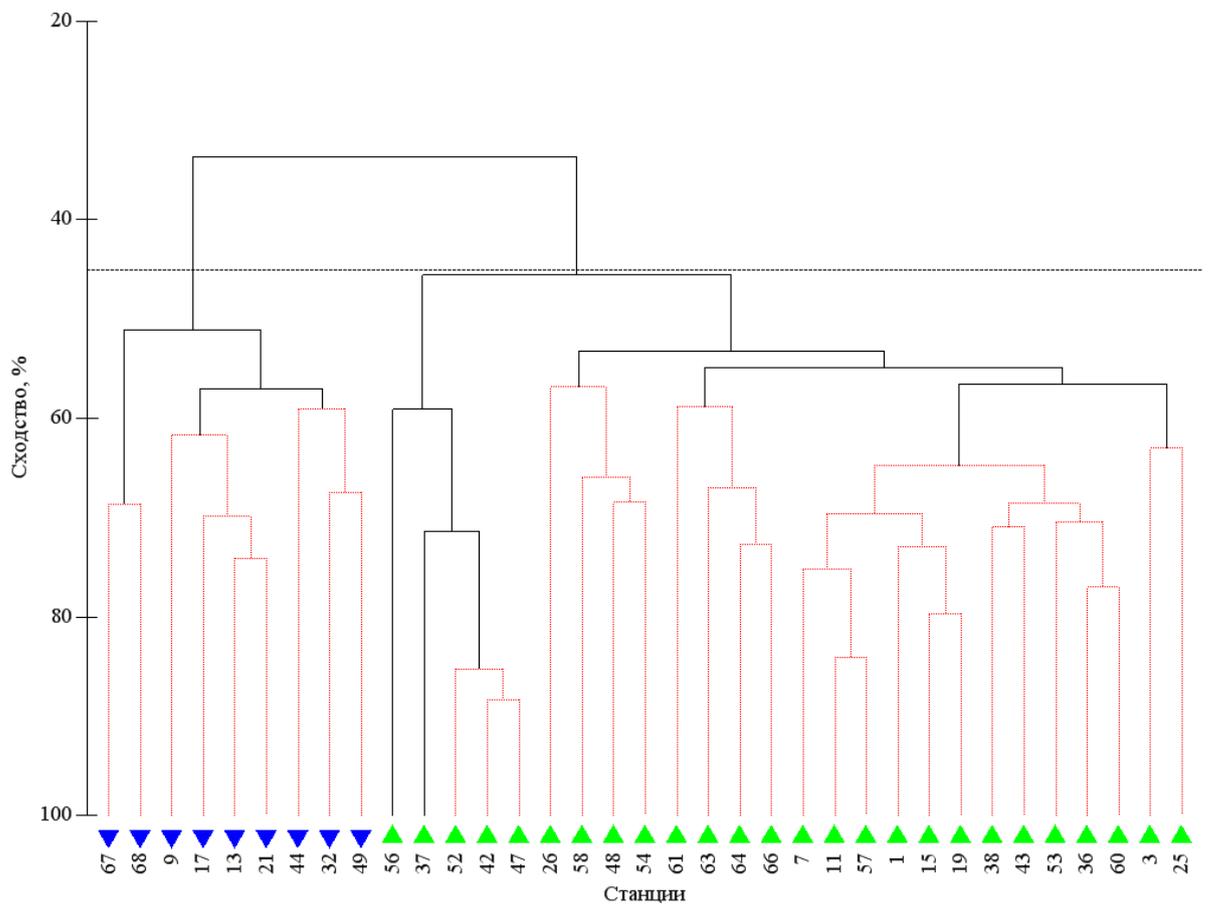


Рис. 17. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизированных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 2006 г.

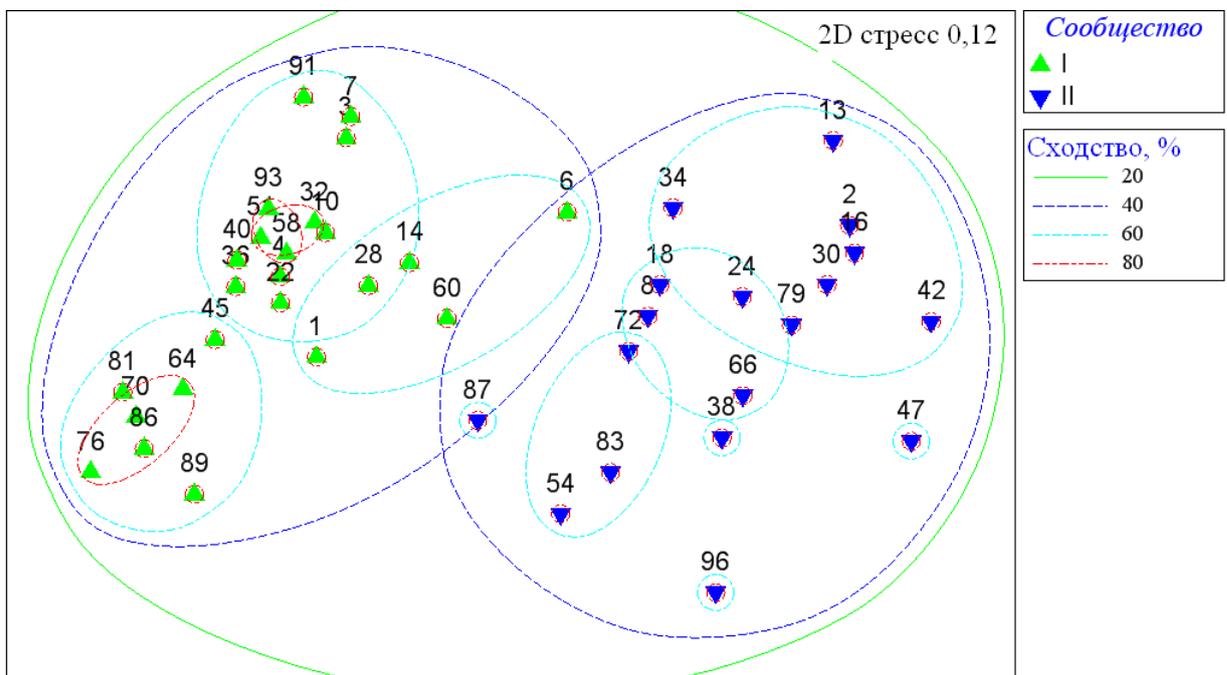
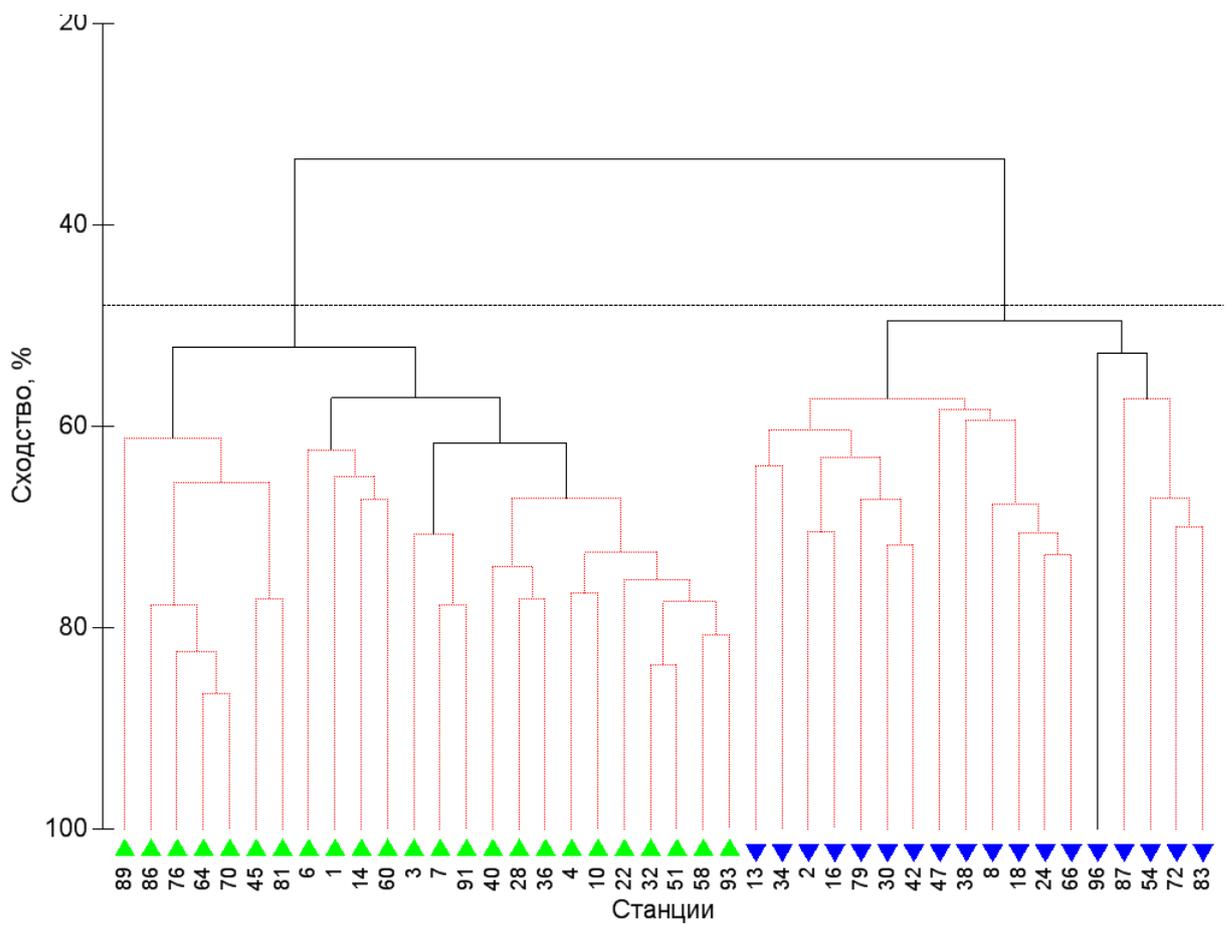


Рис. 18. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизированных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 2007 г.

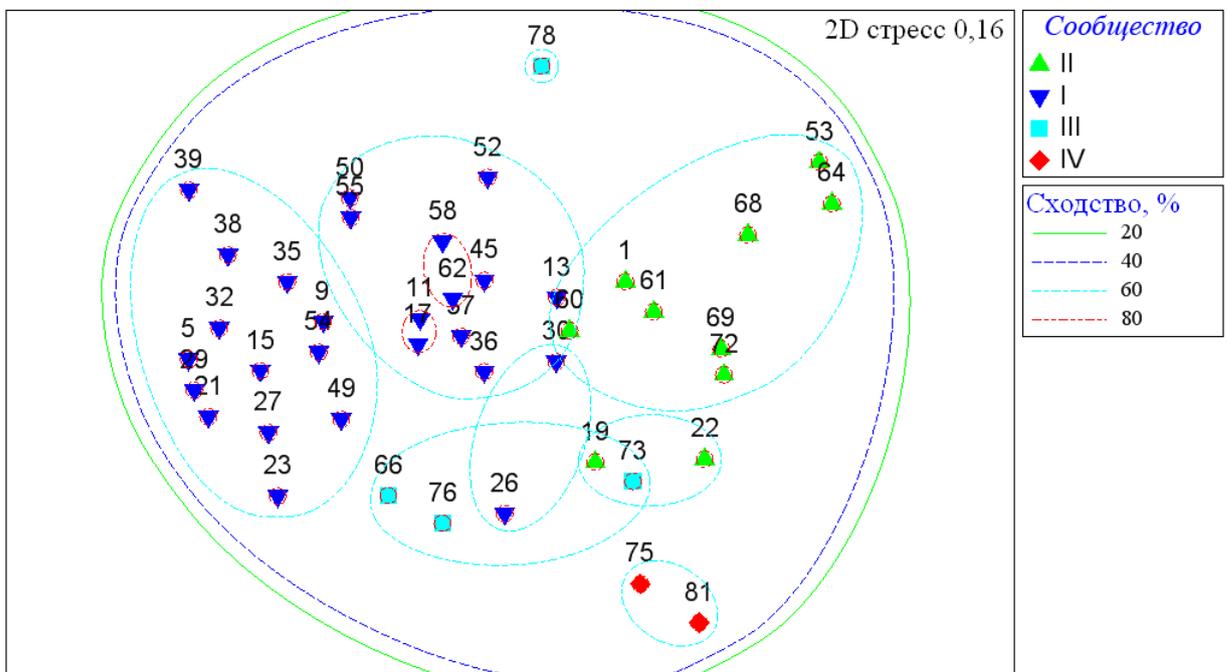
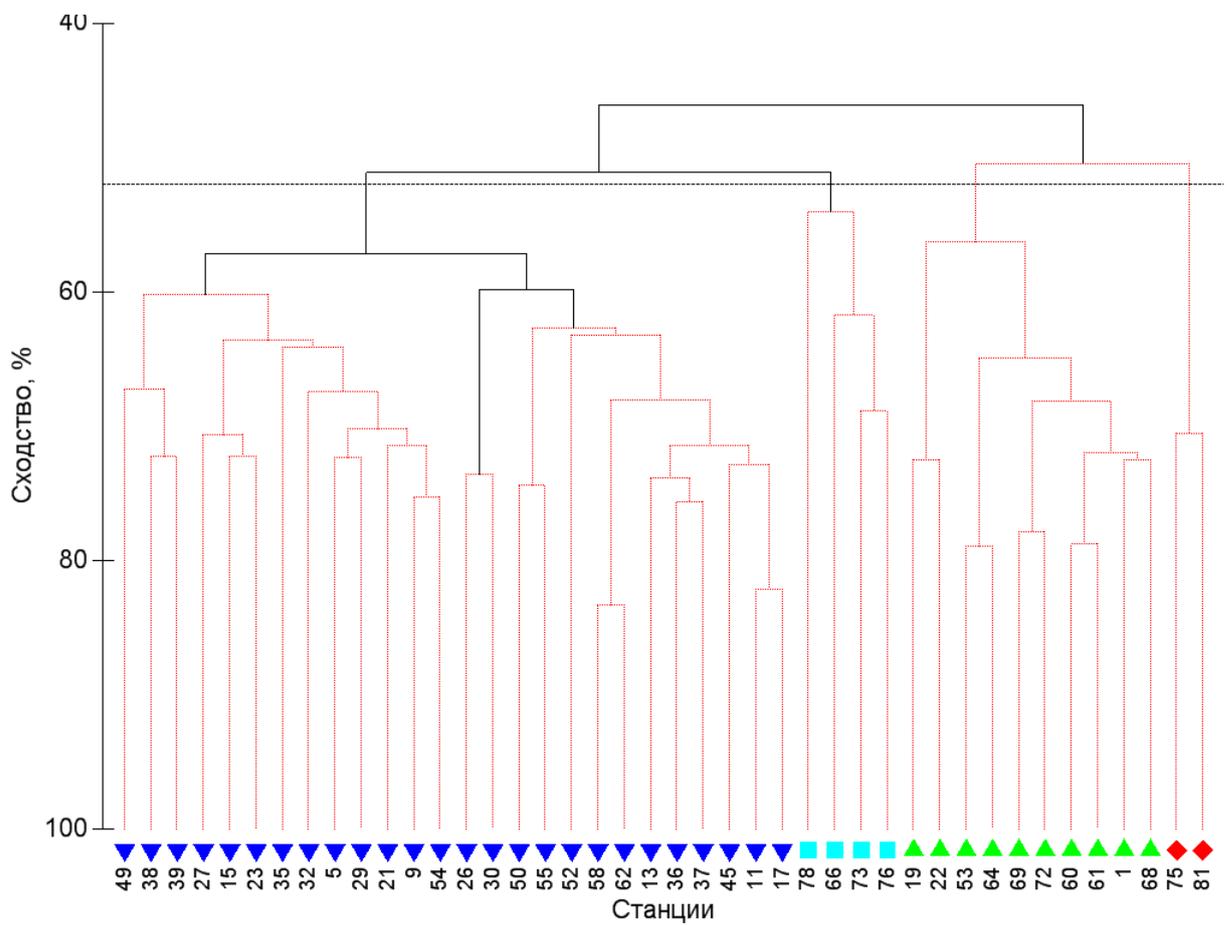


Рис. 19. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона осенью 2003 г.

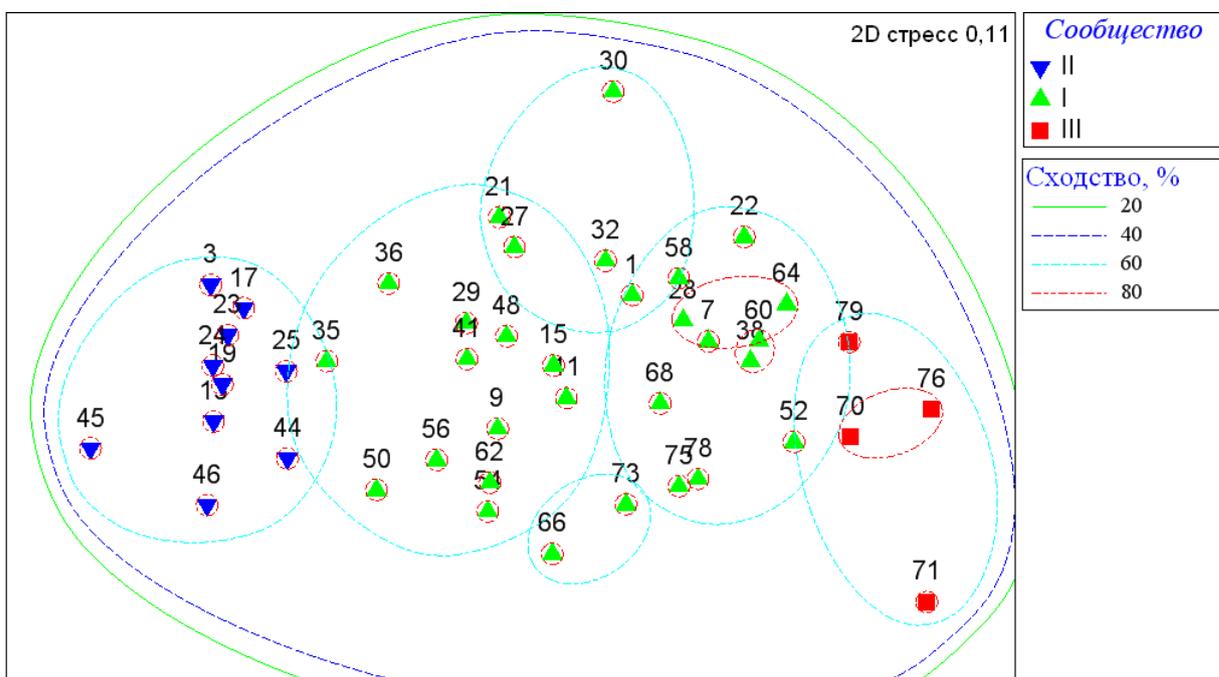
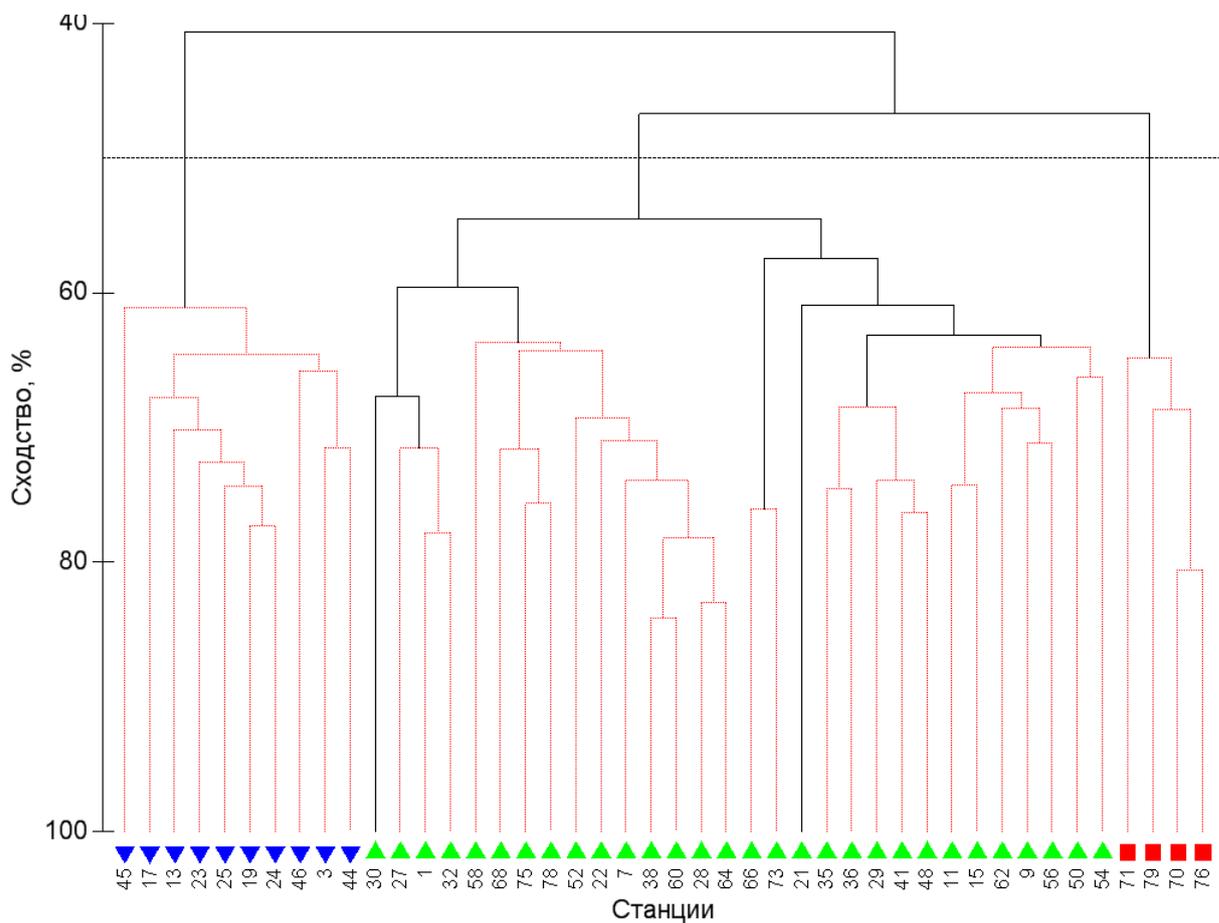


Рис. 20. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона осенью 2004 г.

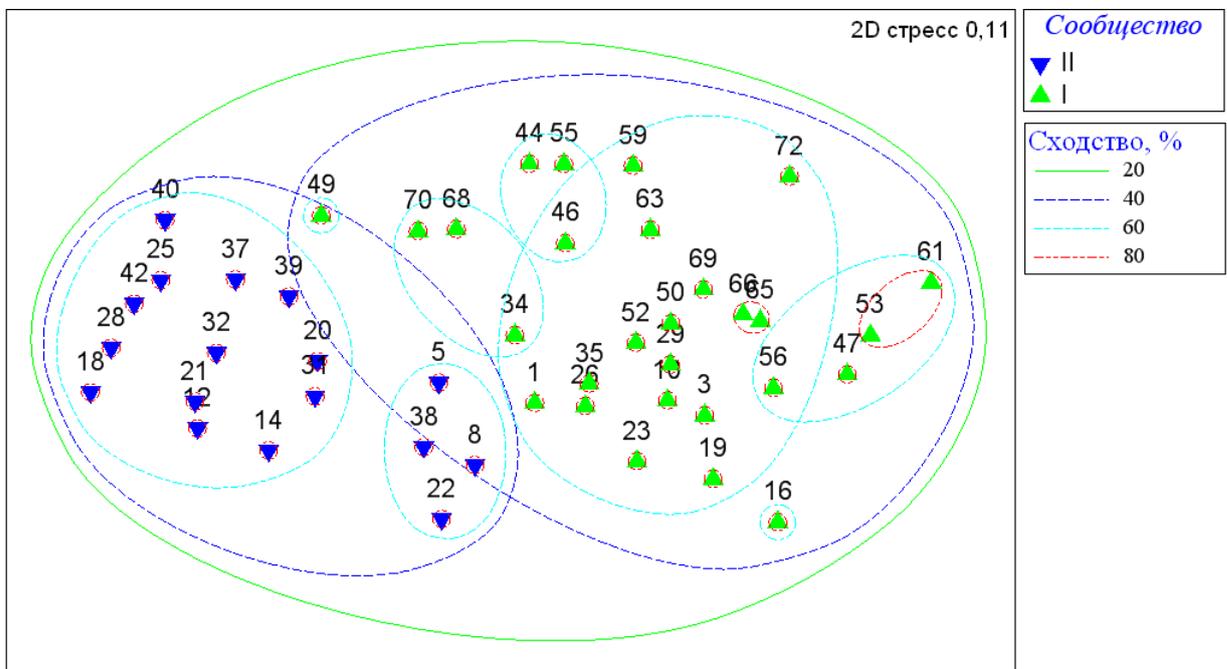
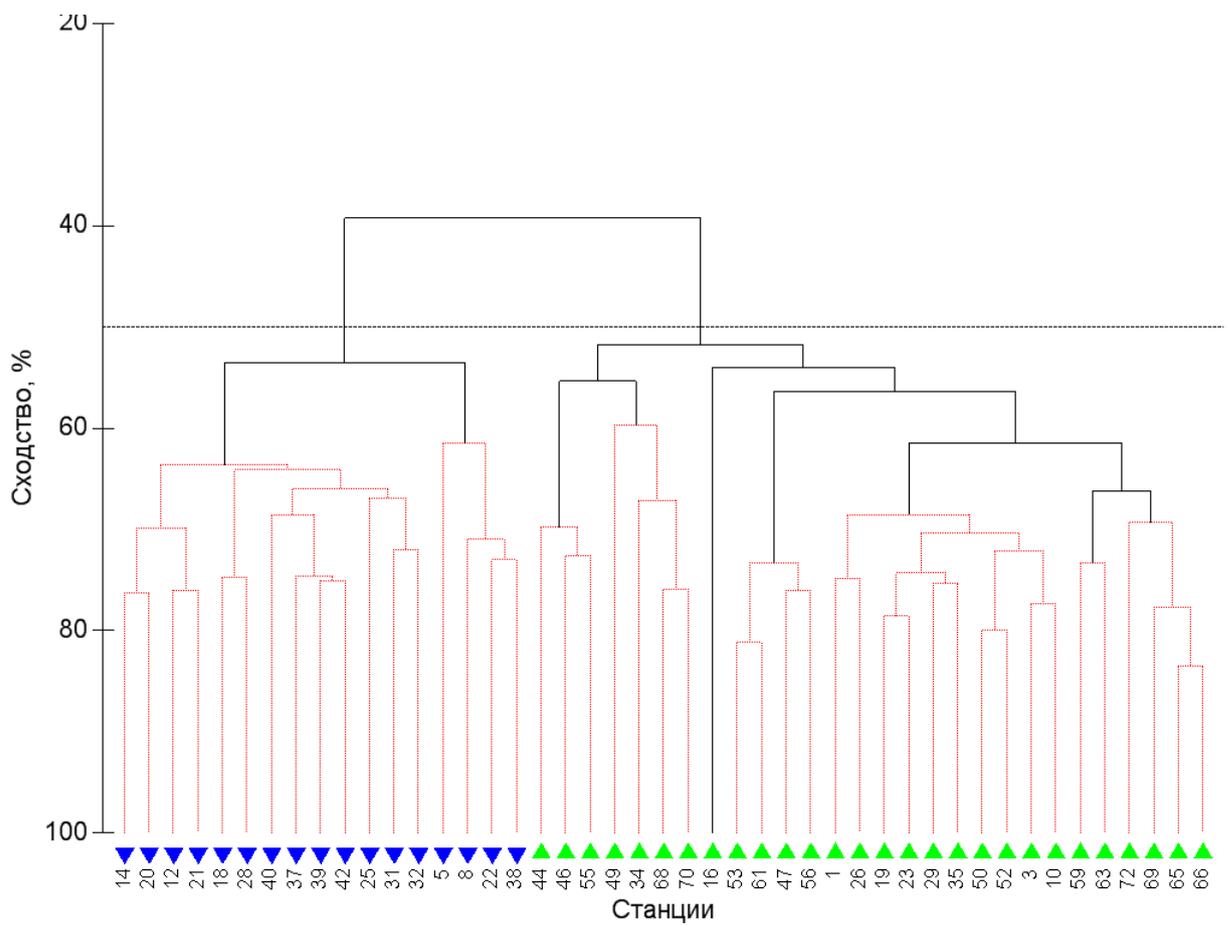


Рис. 21. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона осенью 2005 г.

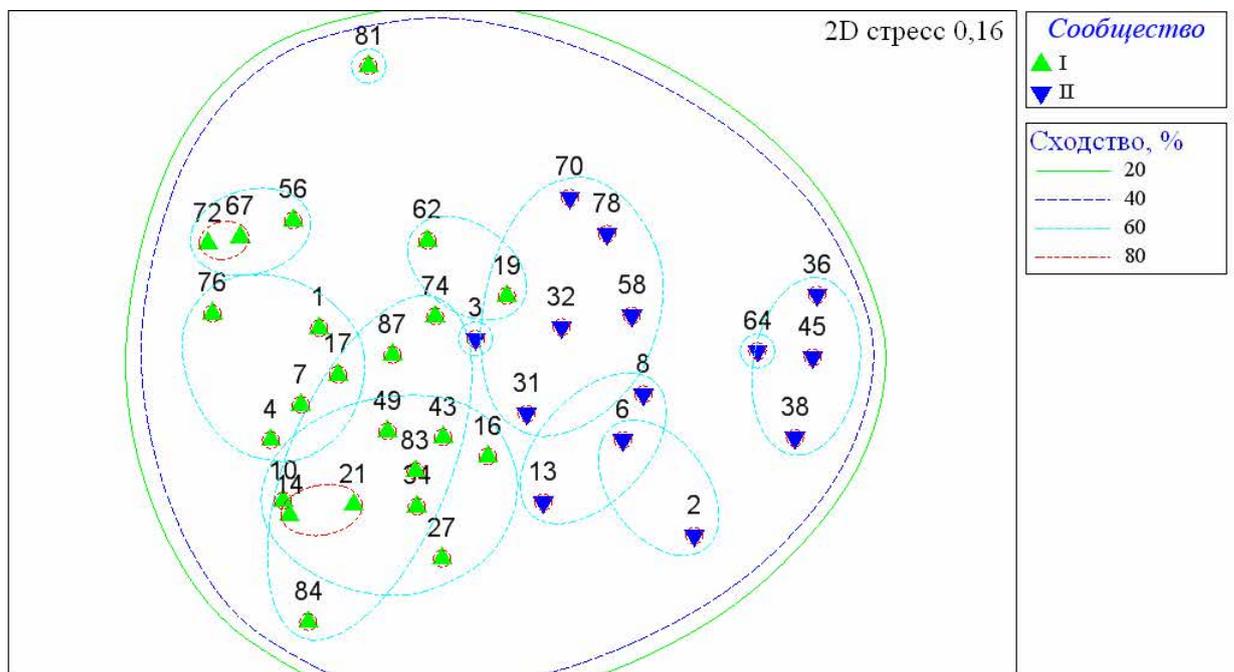
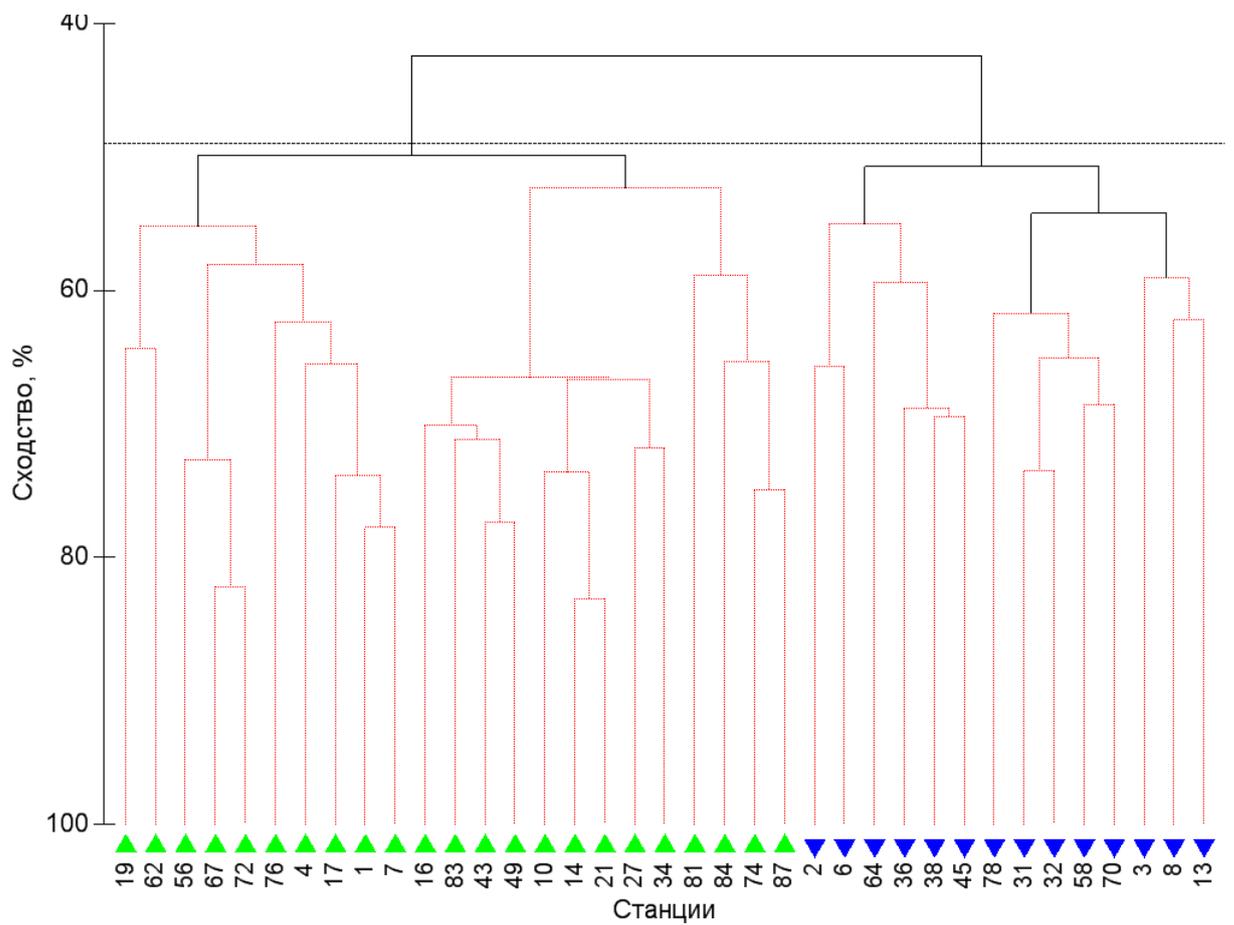


Рис. 22. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopлankтона осенью 2006 г.

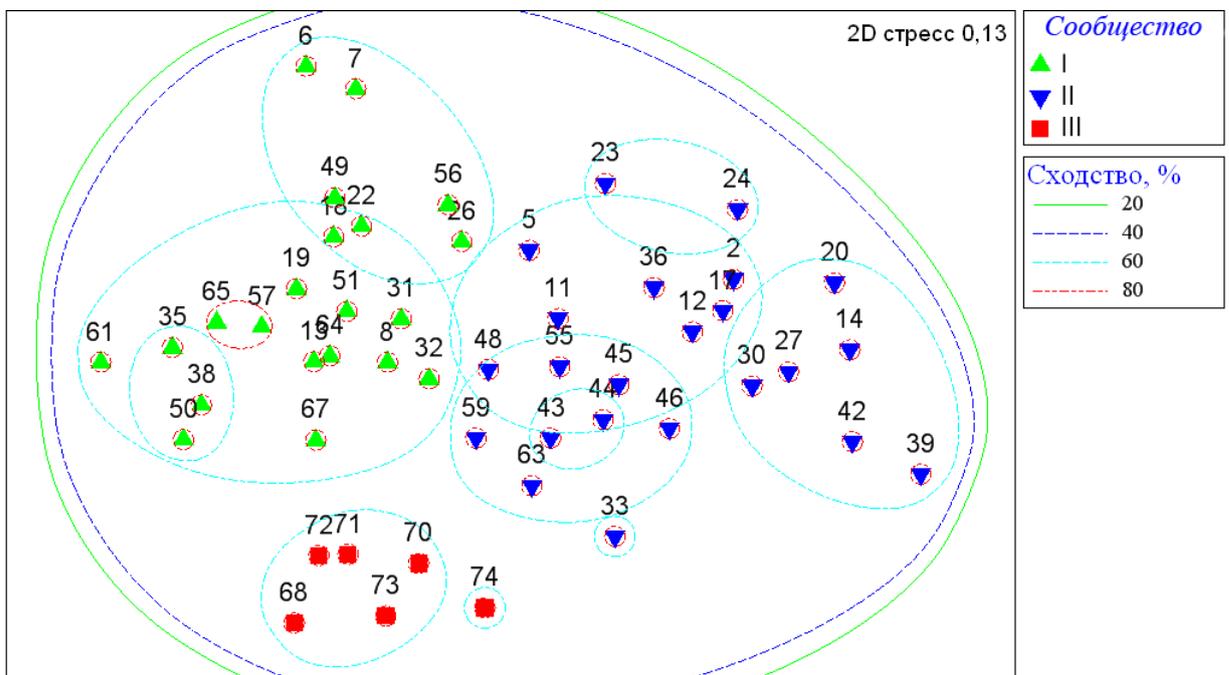
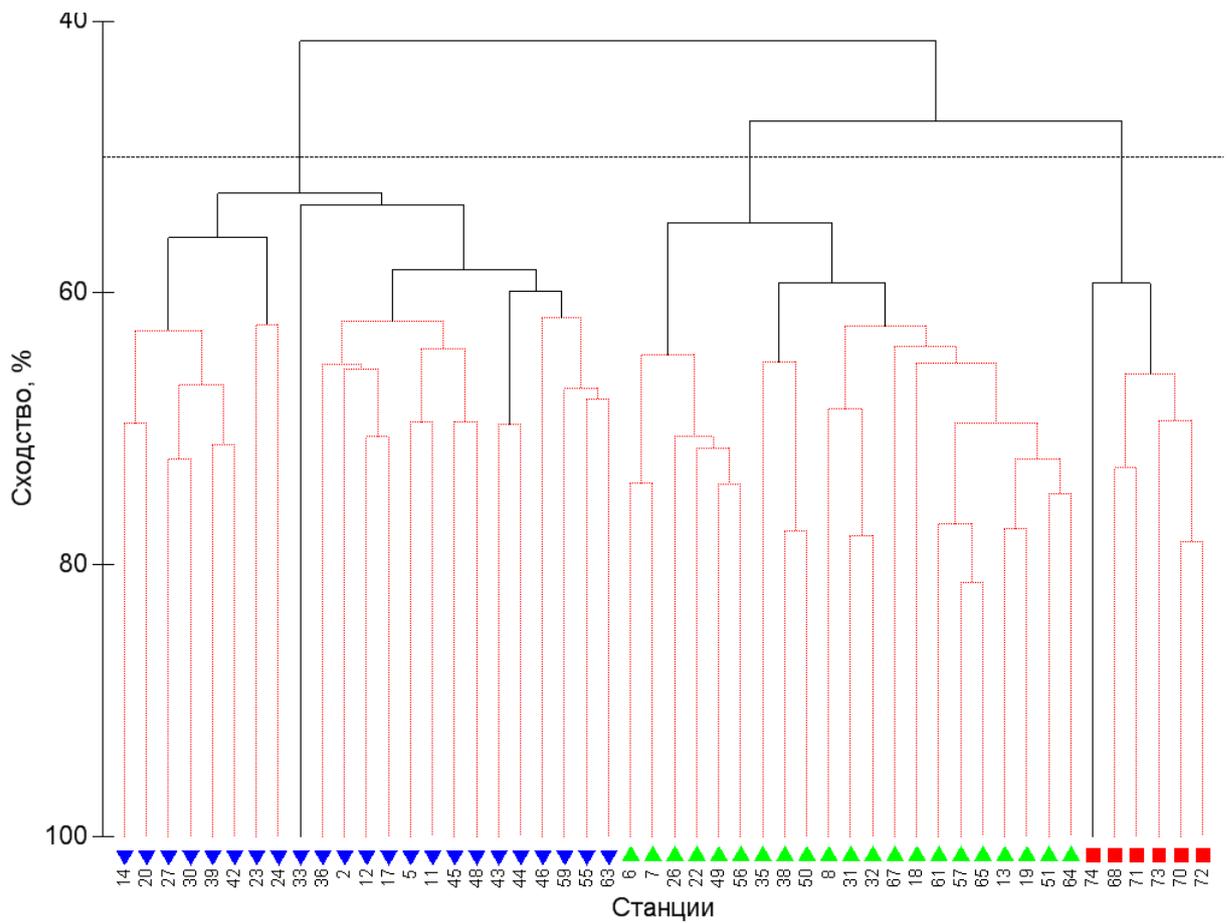
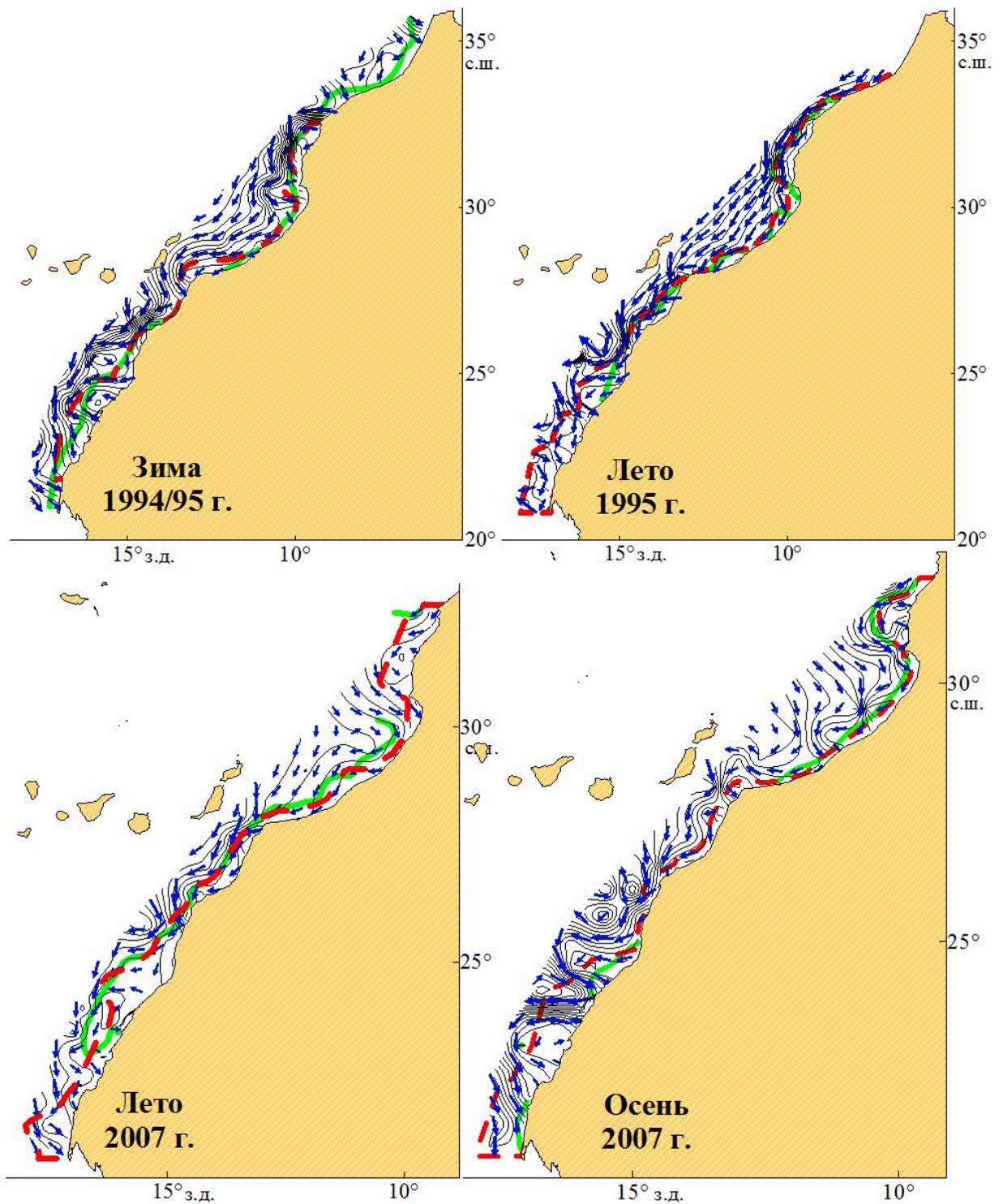


Рис. 23. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона осенью 2007 г.



Скорость течения:
 → 0.4 см/с → 24 см/с

Рис. 24. Пространственное распределение границы между основными сообществами мезозoopланктона (---) и изотермы (—), разграничивающей апвеллинговые воды и воды Канарского течения, в поле скорости и направления течений на горизонте 0 м относительно нулевой поверхности 500 м

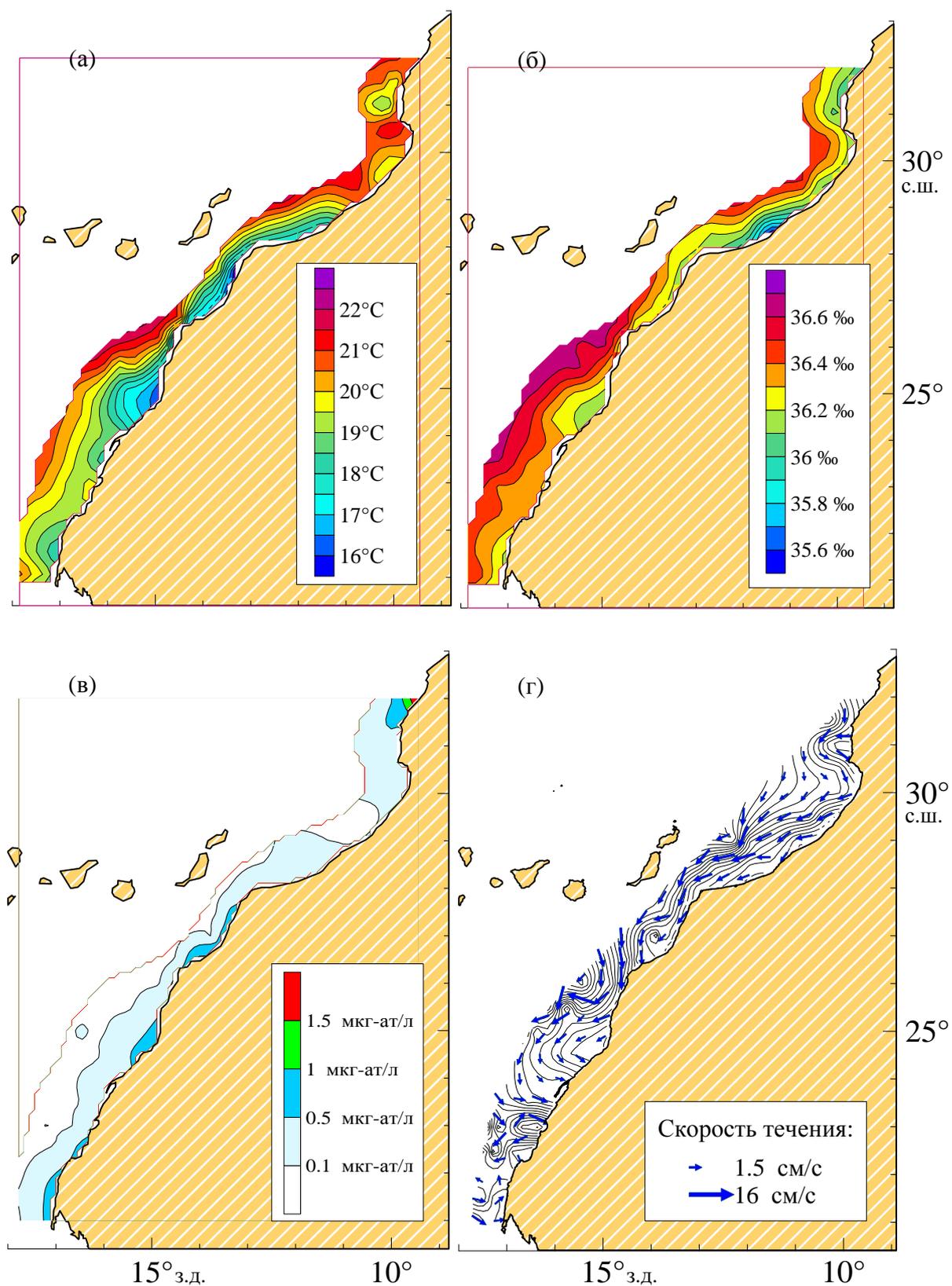


Рис. 25. Распределение температуры (а), солёности (б), фосфатов (в) на горизонте 0 м, а также скорость и направление течений (г) на горизонте 0 м относительно нулевой поверхности 500 м вдоль побережья Марокко летом 1998 г.

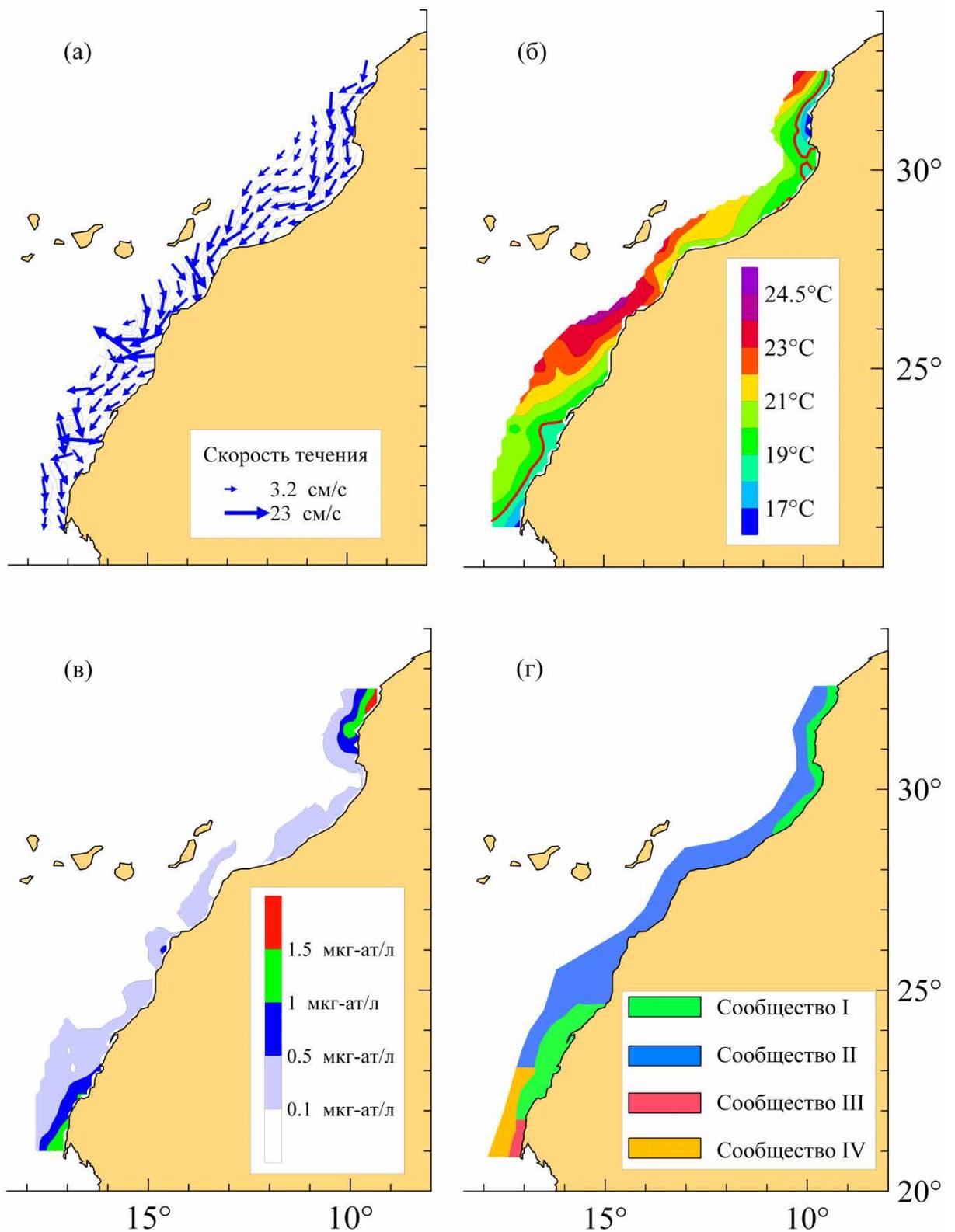


Рис. 26. Распределение скорости и направления течений относительно нулевой поверхности 500 м (а), температуры (б) и фосфатов (в) на горизонте 0 м, а также сообществ мезозoopланктона (г) вдоль побережья Марокко осенью 2003 г.

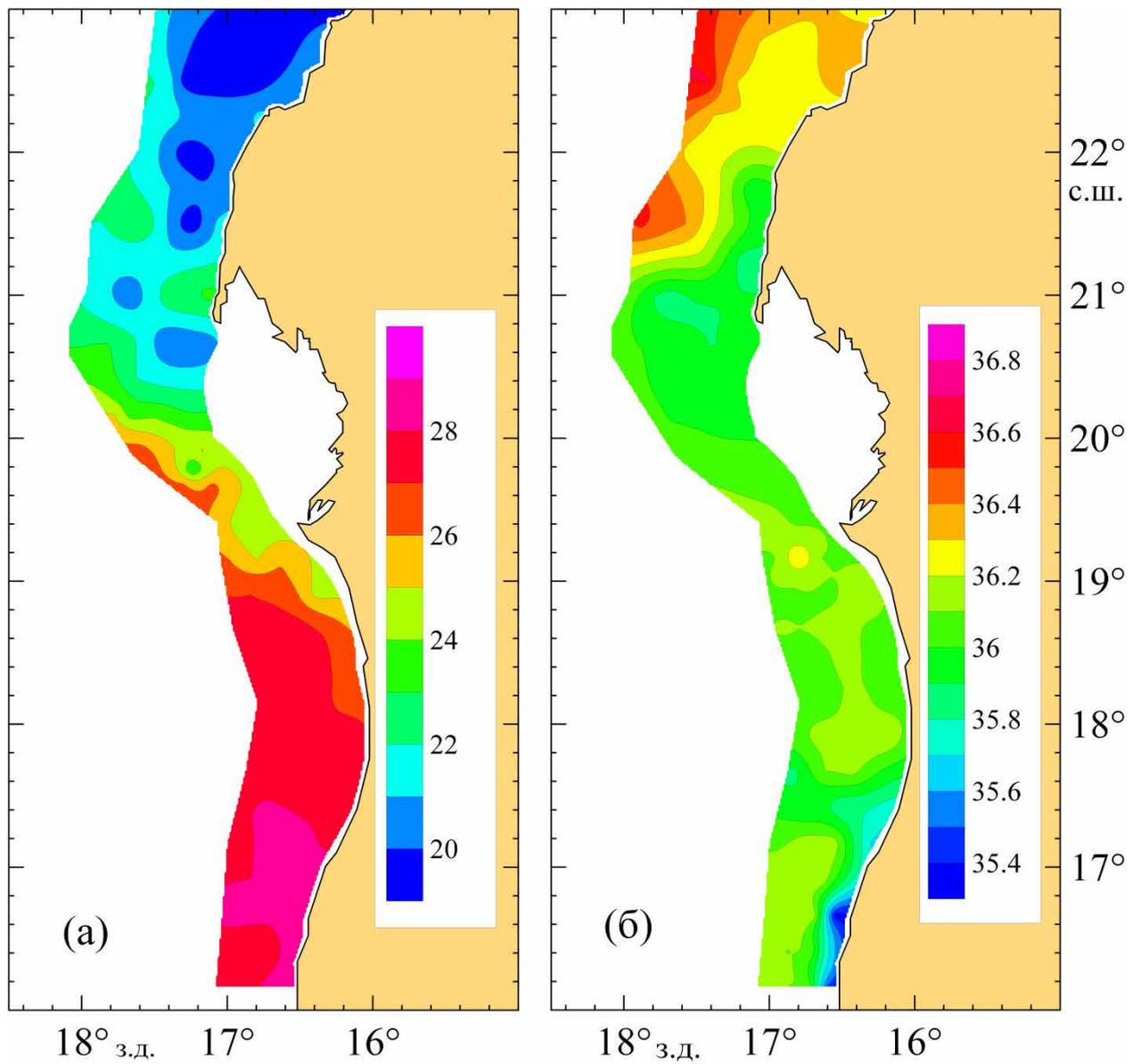


Рис. 27. Распределение на горизонте 0 м температуры, °С (а) и солёности, ‰ (б) на акватории гидробиологического разреза, выполненного вдоль побережья Марокко и Мавритании летом 2004 г.

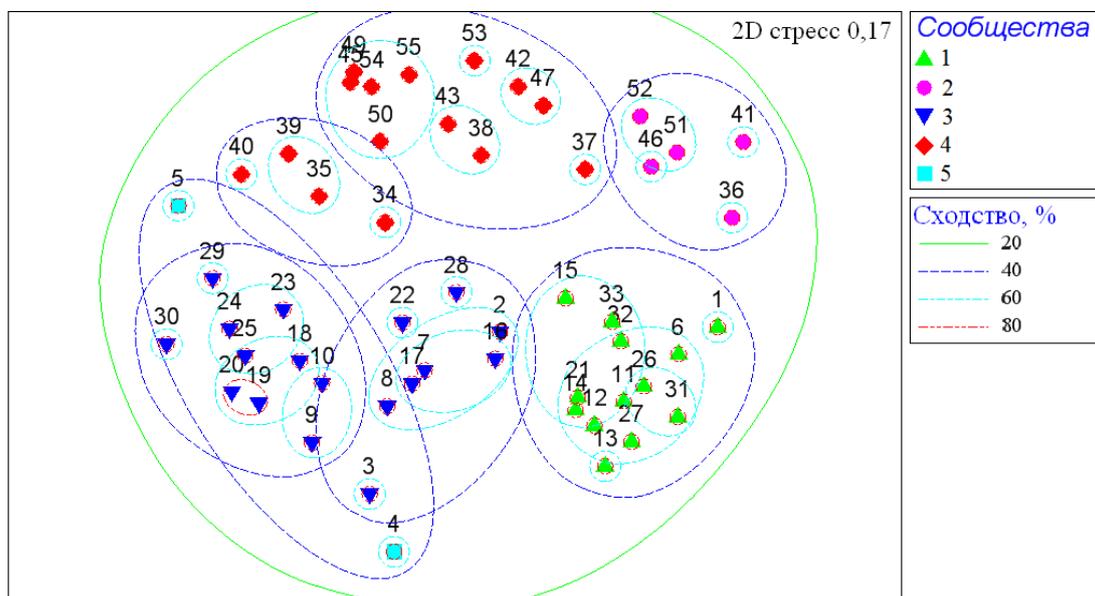
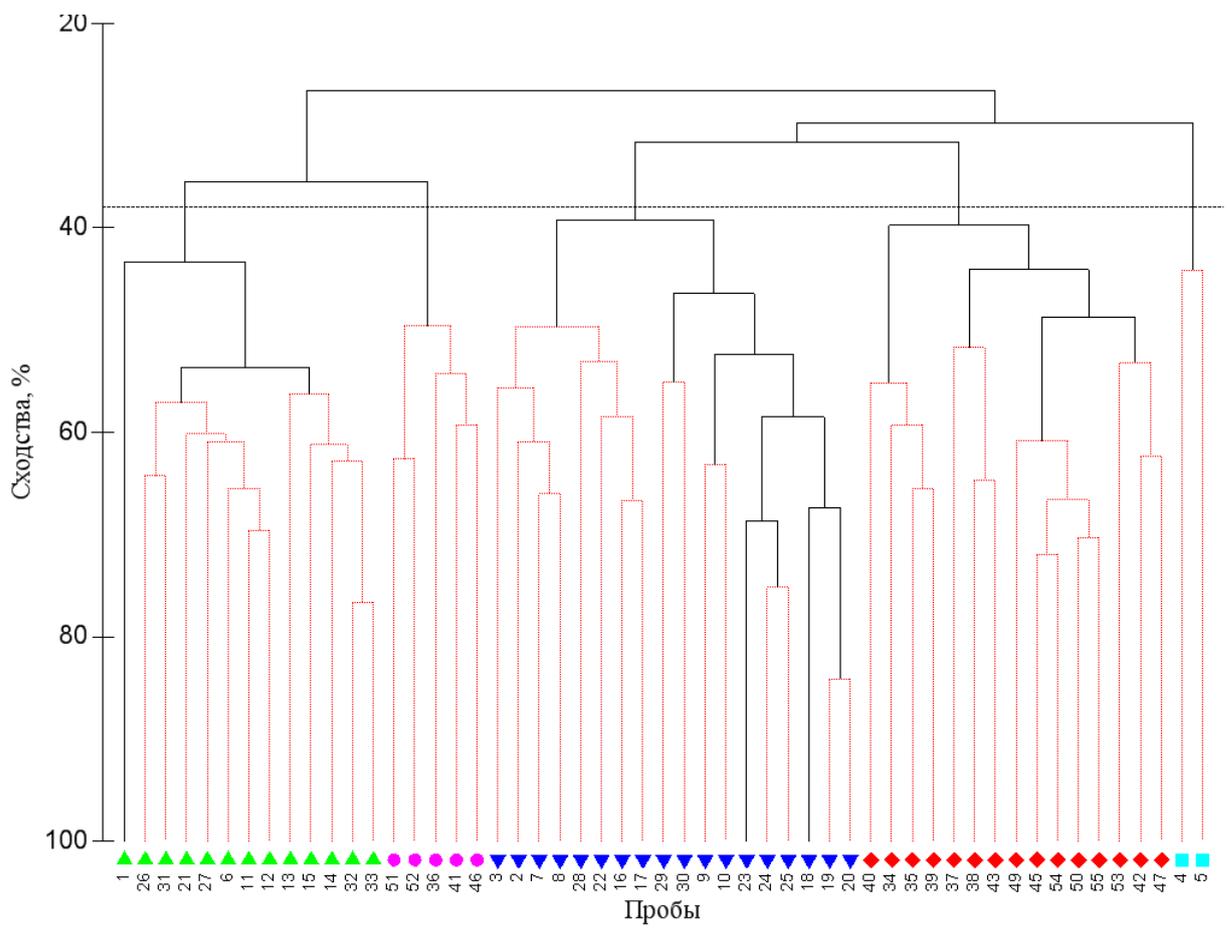


Рис. 28. Дендрограмма кластерного анализа и график результатов непараметрического многомерного шкалирования стандартизованных и трансформированных данных численности мезозoopланктона летом 2004 г. (вертикальные сборы)

Таблица 1

Формулы зависимости сырой массы (m, мг) от длины тела (L, мм), биотопическая, батиметрическая, зоогеографическая и трофическая характеристики идентифицированных в районе исследований видов *Cooperoda*. Н. – неритический, Н-О. – неритическо-океанический, О. – океанический, Пов. – поверхностный, Инт. – интерзональный, Бат. – батипелагический, ШТ. – широкотропический, СЦ. – североцентральный, ЮЦ. – южноцентральный, Т.в. – тропический восточно-атлантический, М.-л. – мавритано-лузитанский, А.-б. – аркто-бореальный виды, Косм. – космополит, Сомн. – сомнительный видовой ареал; высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.), нотальная зона (н.з.); F1 – тонкие фильтраторы, F2 – грубые фильтраторы, Ор – организмы со смешанным (комбинированным) типом питания, P1 - крупные хвататели, P2 - мелкие хвататели. Полужирным шрифтом обозначены виды, обнаруженные исключительно в пробах вертикальных сборов

Семейство	Таксон	Зависимость массы от длины тела			Биотопическая приуроченность, по: Vives, 1982	Батиметрическая приуроченность, по: Vives, 1982	Видовой ареал, по: Razouls et al., 2005-2012	Трофический статус		
		Формула расчета	Коэффициенты					Литературный источник	Код	Литературный источник
			q	b						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Calanidae	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	$m=qL^b$	0,0345	2,880	Алексеева, 1969	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	F2	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunner, 1765)	$m=qL^b$	0,0402	2,776	Алексеева, 1969	О.	Инт.	А.-б.	F2	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus, 1863)	$m=qL^b$	0,022	3,110	Петипа, 1964	Н-О.	Инт.	СЦ.	F2	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Mesocalanus tenuicornis</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,082	2,080	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	$m=qL^b$	0,082	2,080	Алексеева, 1969	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,082	2,080	Алексеева, 1969	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F2	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Neocalanus robustior</i> (Giesbrecht, 1888)	$m=qL^b$	0,0402	2,776	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ.	F2	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ЮЦ.	F2	Арашкевич, 1969

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Megacalanidae	<i>Megacalanus longicornis</i> (G. O. Sars, 1905)	m=qL ^b	0,0402	2,776	Алексеева, 1969	О.	Бат.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969
Paracalanidae	<i>Acrocalanus andersoni</i> Bowman, 1958	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Acrocalanus longicornis</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus elegans</i> Schmeleva, 1965	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	Сомн.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus neptunus</i> Schmeleva, 1965	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	Сомн.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus ovalis</i> Schmeleva, 1966	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	М.-л.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1852)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus pavoninus</i> Farran, 1936	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus plumatus</i> Schmeleva, 1965	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	Сомн.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Delibus nudus</i> (Sewell, 1929)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Paracalanidae	<i>Ischnocalanus gracilis</i> (Tanaka, 1956)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Ischnocalanus plumulosus</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Ischnocalanus tenuis</i> (Farran, 1926)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,064	4,194	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Paracalanus denudatus</i> Sewell, 1929	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.?	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Paracalanus nanus</i> (G. O. Sars, 1907)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Paracalanus tropicus</i> Andronov, 1977	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
<i>Parvocalanus crassirostris</i> (F. Dahl, 1894)	m=qL ^b	0,034	2,419	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	Т.в.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а	
Eucalanidae	<i>Eucalanus crassus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,0372	2,420	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana, 1848)	m=qL ^b	0,029	2,790	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Eucalanus monachus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,008	3,500	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Eucalanus mucronatus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,008	3,500	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Eucalanidae	<i>Eucalanus subcrassus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,0372	2,420	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Eucalanus subtenuis</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,025	2,820	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Pareucalanus attenuatus</i> (Dana, 1849)	m=qL ^b	0,029	2,790	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)	m=qL ^b	0,008	3,500	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
Rhincalanidae	<i>Rhincalanus cornutus</i> (Dana, 1849)	m=qL ^b	0,028	2,630	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Rhincalanus nasutus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,0035	3,220	Алексеева, 1969	О.	Инт.	Косм.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
Mecynoceridae	<i>Mecynocera clausi</i> I. C. Thompson, 1888	m=qL ^b	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
Aetideidae	<i>Aetideopsis armata</i> (Boeck, 1872)	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Aetideopsis carinata</i> Bradford, 1969	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ЮЦ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Aetideus acutus</i> Farran, 1929	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Пов.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Aetideus bradyi</i> A. Scott, 1909	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aetideidae	<i>Aetideus giesbrechti</i> Cleve, 1904	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Chiridius</i> spp.	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	-	-	-	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Euchirella amoena</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,062	2,710	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Euchirella curticauda</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,062	2,710	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Euchirella messinensis</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,062	2,710	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Euchirella pulchra</i> (Lubbock, 1856)	m=qL ^b	0,020	2,040	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Euchirella rostrata</i> (Claus, 1866)	m=qL ^b	0,157	2,04	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Euchirella splendens</i> Vervoort, 1963	m=qL ^b	0,020	2,040	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ЮЦ.?	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Gaetanus kruppii</i> Giesbrecht, 1903	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Gaetanus minor</i> Farran, 1905	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Gaetanus tenuispinus</i> (G. O. Sars, 1900)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	Косм.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Undeuchaeta major</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Павлов, 2000
	<i>Undeuchaeta plumosa</i> (Lubbock, 1856)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Павлов, 2000

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Clausocalanidae	<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849)	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus farrani</i> Sewell, 1929	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus jobei</i> Frost and Fleminger, 1968	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus lividus</i> Frost and Fleminger, 1968	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus mastigophorus</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus parapergens</i> Frost and Fleminger, 1968	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus paululus</i> Farran, 1926	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Clausocalanus pergens</i> Farran, 1926	m=qL ^b	0,037	2,684	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,032	2,055	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	F1	Арашкевич, 1969, Кондратьева и др., 2003 а	
Diaixidae	<i>Diaixis pygmaea</i> (T. Scott, 1899)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	Н.	Пов.	Т.в.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Euchaetidae	<i>Euchaeta acuta</i> Giesbrecht, 1892	m=qL ^b	0,1389	2,24	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833)	m=qL ^b	0,015	3,55	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Euchaeta media</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,1389	2,24	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Euchaeta paraconcinna</i> Fleminger, 1957	m=qL ^b	0,1389	2,24	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ЮЦ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Paraeuchaeta hebes</i> (Giesbrecht, 1888)	m=qL ^b	0,0266	2,96	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Paraeuchaeta pubera</i> (G. O. Sars, 1907)	m=qL ^b	0,1389	2,24	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Paraeuchaeta sarsi</i> (Farran, 1908)	m=qL ^b	0,1389	2,24	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
Phaenidae	<i>Phaenna spinifera</i> Claus, 1863	m = qL ^b	0,0360	3,0800	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Xanthocalanus</i> spp.	m = qL ^b	0,0360	3,0800	Грузов, Алексеева, 1968				P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
Scolecitrichidae	<i>Amallothrix</i> spp.	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	-	-	-	Op	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Lophothrix latipes</i> (T. Scott, 1894)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	Op	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Pseudoamallothrix ovata</i> (Farran, 1905)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	Косм.	Op	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scaphocalanus brevicornis</i> (Sars, 1900)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	Косм.	Op	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Scolecitrichidae	<i>Scaphocalanus curtus</i> (Farran, 1926)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scaphocalanus echinatus</i> (Farran, 1905)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scaphocalanus magnus</i> (T. Scott, 1894)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	Косм.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scaphocalanus medius</i> (G. O. Sars, 1907)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella abyssalis</i> (Giesbrecht, 1888)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella auropecten</i> (Giesbrecht, 1892)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Пов.	СЦ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella dentata</i> (Giesbrecht, 1892)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella gracilis</i> Sars, 1905	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Инт.	СЦ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella minor</i> (Brady, 1883)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Пов.	Косм.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella tenuiserrata</i> (Giesbrecht, 1892)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithricella vittata</i> (Giesbrecht, 1892)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht, 1888	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock, 1856)	m=qL ^b	0,1076	2,43	Алексеева, 1969	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scottocalanus helenae</i> (Lubbock, 1856)	m=qL ^b	0,036	3,08	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Scolecitrichidae	<i>Scottocalanus persecans</i> (Giesbrecht, 1895)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Scottocalanus securifrons</i> (Т. Scott, 1894)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
Stephidae	<i>Stephos spp.</i>	$m=qL^b$	0,1076	2,430	Алексеева, 1969	-	-	-	Ор	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 а, б
Acartiidae	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	$m=(qL+b)^3$	0,190	0,0997	Перцова, 1967	Н.	Пов.	ШТ.	Ор	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889	$m=qL^b$	0,026	3,125	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	Ор	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Acartia margalefi</i> Alcaraz, 1976	$m=(qL+b)^3$	0,190	0,0997	Перцова, 1967	Н.	Пов.	Сомн.	Ор	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Acartia grani</i> (G. O. Sars, 1904)	$m=qL^b$	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	Н.	Пов.	М.-л.	Ор	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Acartia negligens</i> Dana, 1849	$m=qL^b$	0,026	3,125	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	Ор	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849	$m=(qL+b)^3$	0,190	0,0997	Перцова, 1967	Н.	Пов.	ШТ.	Ор	Кондратьева и др., 2003 а, б
Candaciidae	<i>Candacia aethiopica</i> (Dana, 1849)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Пов.	ШТ.	Р1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Candacia armata</i> (Boeck, 1872)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	СЦ.	Р1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Candacidae	<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Candacia bispinosa</i> (Claus, 1863)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Пов.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Candacia curta</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,041	3,460	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Candacia pachydactyla</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,034	3,010	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Candacia simplex</i> (Giesbrecht, 1889)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Candacia varicans</i> (Giesbrecht, 1892)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
Centropagidae	<i>Centropages bradyi</i> Wheeler, 1900	$m=qL^b$	0,035	2,674	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	$m=qL^b$	0,035	2,674	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Centropages furcatus</i> (Dana, 1852)	$m=qL^b$	0,035	2,674	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg, 1853)	$m=(qL+b)^3$	0,334	0,0142	Перцова, 1967	Н-О.	Пов.	ШТ.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Centropages kroeyeri</i> Giesbrecht, 1892	$m=qL^b$	0,035	2,674	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Centropages typicus</i> Krøyer, 1849	$m=qL^b$	0,0214	3,870	Алексеева, 1969	Н-О.	Пов.	А.-б.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Centropages violaceus</i> (Claus, 1863)	$m=qL^b$	0,035	2,674	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Isias clavipes</i> Boeck, 1865	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	Т.в.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Pontellidae	<i>Labidocera acutifrons</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,032	3,160	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Labidocera wollastoni</i> (Lubbock, 1857)	$m=qL^b$	0,032	3,160	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Pontella atlantica</i> (H. Milne Edwards, 1840)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Pontella mediterranea</i> (Claus, 1863)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Pontellina plumata</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Pontellopsis regalis</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Pontellopsis villosa</i> (Brady, 1883)	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P1	Кондратьева и др., 2003 б
Temoridae	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,0428	3,342	Алексеева, 1969	Н.	Пов.	ШТ.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	$m=qL^b$	0,0481	2,630	Алексеева, 1969	Н.-О	Пов.	ЮЦ.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Temorites brevis</i> G. O. Sars, 1900	$m=(qL+b)^3$	0,334	0,0181	Перцова, 1967	О.	Инт.	Косм.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Temoropia mayumbaensis</i> T. Scott, 1894	$m=(qL+b)^3$	0,334	0,0181	Перцова, 1967	О.	Инт.	ШТ.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
Spinocalanidae	<i>Spinocalanus abyssalis</i> Giesbrecht, 1888	$m=qL^b$	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	Косм.	Op	Арашкевич, 1969

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Arietellidae	<i>Arietellus setosus</i> Giesbrecht, 1892	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	P1	Schnack, 1989
Augaptilidae	<i>Haloptilus acutifrons</i> (Giesbrecht, 1892)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	Косм.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Haloptilus fons</i> Farran, 1908	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Haloptilus mucronatus</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Haloptilus ornatus</i> (Giesbrecht, 1892)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Haloptilus oxycephalus</i> (Giesbrecht, 1889)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Augaptilus spp.</i>	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1970	-	-	-	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Euaugaptilus elongatus</i> (G. O. Sars, 1905)	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	СЦ.?	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
<i>Euaugaptilus palumboi</i> (Giesbrecht, 1889)	m=qL ^b	0,045	2,918	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б	
Heterorhabdidae	<i>Heterorhabdus abyssalis</i> (Giesbrecht, 1889)	m=(qL+b) ³	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Heterorhabdus clausii</i> (Giesbrecht, 1889)	m=(qL+b) ³	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Heterorhabdidae	<i>Heterorhabdus norvegicus</i> (Boeck, 1872)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	Косм.?	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Heterorhabdus papilliger</i> (Claus, 1863)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Heterorhabdus spinifrons</i> (Claus, 1863)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Heterostylites longicornis</i> (Giesbrecht, 1889)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	Косм.?	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
	<i>Paraheterorhabdus robustus</i> (Farran, 1908)	$m=(qL+b)^3$	0,286	0,005	Пужакова, 1972	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	P1	Арашкевич, 1969; Кондратьева и др., 2003 б
Lucicutiidae	<i>Lucicutia curta</i> Farran, 1904	$m=qL^b$	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)	$m=qL^b$	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Lucicutia gemina</i> Farran, 1926	$m=qL^b$	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Lucicutia macrocera</i> G. O. Sars, 1920	$m=qL^b$	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
	<i>Lucicutia ovalis</i> (Giesbrecht, 1889)	$m=qL^b$	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	Op	Кондратьева и др., 2003 а, б
Metridiidae	<i>Metridia brevicauda</i> Giesbrecht, 1889	$m=qL^b$	0,024	3,04	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)	$m=qL^b$	0,0068	3,8	Алексеева, 1969	О.	Инт.	Косм.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Metridia lucens</i> Boeck, 1865	$m=qL^b$	0,0614	3,05	Алексеева, 1969	О.	Инт.	Косм.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock, 1856)	$m=qL^b$	0,0275	2,98	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	F2	Кондратьева и др., 2003 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Metridiidae	<i>Pleuromamma borealis</i> (F. Dahl, 1893)	m=qL ^b	0,0125	4,004	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,0125	4,004	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Pleuromamma piseki</i> Farran, 1929	m=qL ^b	0,0125	4,004	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Pleuromamma robusta</i> (F. Dahl, 1893)	m=qL ^b	0,0112	3,645	Алексеева, 1969	О.	Инт.	Косм.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
	<i>Pleuromamma xiphias</i> (Giesbrecht, 1889)	m=qL ^b	0,0732	2,45	Алексеева, 1969	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	F2	Кондратьева и др., 2003 а
Nullosetigeridae	<i>Nullosetigera impar</i> (Farran, 1908)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	P1	Schnack, 1989
	<i>Nullosetigera bidentata</i> (Brady, 1883)	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Бат.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	P1	Schnack, 1989
Mormonillidae	<i>Mormonilla phasma</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Oithonidae	<i>Oithona atlantica</i> Farran, 1908	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	Косм.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona brevicornis</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	СЦ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Oithonidae	<i>Oithona linearis</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1892	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona robusta</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona setigera</i> Dana, 1852	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	Косм.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oithona vivida</i> Farran, 1913	m=qL ^b	0,016	2,213	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Ectinosomatidae	<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	Н-О.	Пов.	Косм.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1849)	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Miraciidae	<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1847)	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Miracia efferata</i> Dana, 1848	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oculosetella gracilis</i> (Dana, 1852)	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Euterpinidae	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	Н.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Clytemnestridae	<i>Clytemnestra gracilis</i> (Claus, 1891)	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	Н.	Пов.	Т.в.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Aegisthidae	<i>Aegisthus aculeatus</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Aegisthus mucronatus</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Oncaeidae	<i>Conaea rapax</i> (Giesbrecht, 1891)	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Бат.	ШТ., ВЫНОС в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea conifera</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС в б.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., ВЫНОС в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea minuta</i> Giesbrecht, 1892	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС в б.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Oncaeidae	<i>Oncaea notopus</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea ornata</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea similis</i> G. O. Sars, 1918	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	Косм.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Oncaea venusta</i> Philippi, 1843	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в в.ш.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Lubbockidae	<i>Lubbockia aculeata</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,017	3,066	Грузов, Алексеева, 1970	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Lubbockia squillimana</i> Claus, 1863	m=qL ^b	0,024	3,040	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Sapphirinidae	<i>Copilia</i> spp.	m=qL ^b	0,036	3,080	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Sapphirina</i> spp.	m=qL ^b	0,300	3,000	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Corycaeidae	<i>Corycaeus anglicus</i> Lubbock, 1857	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	СЦ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus brehmi</i> Steuer, 1910	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	СЦ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus clausi</i> F. Dahl, 1894	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus flaccus</i> Giesbrecht, 1891	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus furcifer</i> Claus, 1863	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Инт.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Corycaeidae	<i>Corycaeus giesbrechti</i> F. Dahl, 1894	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	Н.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus latus</i> Dana, 1849	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus lautus</i> Dana, 1849	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus limbatus</i> Brady, 1883	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus ovalis</i> Claus, 1863	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Corycaeus typicus</i> (Krøyer, 1849)	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Farranula carinata</i> (Giesbrecht, 1891)	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ., вынос в б.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	О.	Пов.	ШТ., вынос в н.з.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
	<i>Farranula rostrata</i> (Claus, 1863)	m=qL ^b	0,040	2,972	Грузов, Алексеева, 1968	Н-О.	Пов.	ШТ.	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а
Monstrillidae	<i>Monstrilla spp.</i>	m=qL ^b	0,030	3,185	Грузов, Алексеева, 1968	-	-	-	P2	Петипа, 1981; Turner, 1984 а

Таблица 2

Формулы зависимости сырой массы (m , мг) от длины тела (L , мм), а также трофическая принадлежность организмов крупных таксонов мезозоопланктона и видов *Cladocera*, идентифицированных в районе исследований

F1 – тонкие фильтраторы, F2 – грубые фильтраторы, Op – организмов со смешанным типом питания, P1 – крупные хвататели, P2 – мелкие хвататели

Таксон	Формула расчета	Коэффициенты		Литературный источник	Трофический статус	
		q	b		трофический код	литературный источник
1	2	3	4	5	6	7
Amphipoda						
Caprellidae	$m = qL^b$	0,0720	2,1000	Грузов, 1974	P1	Раймонт, 1988
Gammaridea	$m = qL^b$	0,0279	2,6000	Пужакова, 1972	Op	Раймонт, 1988
Hyperiiidea	$m = qL^b$	0,0670	2,9800	Грузов, Алексеева, 1971	P1	Раймонт, 1988
Isopoda	$m = qL^b$	0,1330	2,4000	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Бирштейн, 1968
Ostracoda	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	Op	Раймонт, 1988
Cirripedia						
Larvae Cirripedia	цилиндр $m=1/4\pi d^2h$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Найденко, 2001
Nauplia Cirripedia	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Найденко, 2001

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
Cladocera						
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	F1	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	P2	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	P2	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
<i>Pseudevadne tergestina</i> (Claus, 1877)	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	P2	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	P2	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	P2	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
<i>Podon leuckartii</i> (G. O. Sars, 1862)	$m = qL^b$	0,4480	2,6860	Балушкина, Винберг, 1979	P2	Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987
Copepoda						
Nauplia <i>Calanus spp.</i>	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Грузов, Алексеева, 1968
Nauplia <i>Eucalanus spp.</i>	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Грузов, Алексеева, 1968
Nauplia <i>Rhincalanus spp.</i>	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Грузов, Алексеева, 1968
Nauplia <i>Oithona spp.</i>	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Грузов, Алексеева, 1968
Nauplia Calanoida	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Грузов, Алексеева, 1968
Cumacea	$m = qL^b$	0,0020	3,0000	Некрасова, 1968	P2	Бирштейн, 1968
Mysida	$m = qL^b$	0,0020	3,0000	Некрасова, 1968	F2	Раймонт, 1988

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
Decapoda						
Larvae Decapoda	$m = qL^b$	0,0035	3,5200	Пужакова, 1972	Op	Раймонт, 1988
Megalop Decapoda	$m = qL^b$	0,0200	3,2300	Пужакова, 1972	Op	Раймонт, 1988
Zoea Decapoda	$m = qL^b$	0,0165	2,6000	Пужакова, 1972	Op	Раймонт, 1988
Nauplia Decapoda	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	Op	Раймонт, 1988
Luciferidae	$m = qL^b$	0,0025	3,2330	Пужакова, 1972	P1	Раймонт, 1988
Euphausiacea						
Euphausiacea	$m = qL^b$	0,0050	2,9800	Грузов, Алексеева, 1968	Op	Раймонт, 1988
Furcilia Euphausiacea	$m = qL^b$	0,0055	3,1300	Грузов, Алексеева, 1968	Op	Раймонт, 1988
Calyptopis Euphausiacea	$m = qL^b$	0,0055	3,1300	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Раймонт, 1988
Nauplia Euphausiacea	сфероид $m=1/6\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Раймонт, 1988
Ova Euphausiacea	шар $m=1/6\pi d^3$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	N0	
Cnidaria						
Siphonophorae	$m = qL^b$	0,0130	3,0900	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Раймонт, 1988
Scyphozoa	$m = qL^b$	1,1000	2,3430	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Раймонт, 1988
Hydromedusae	$m = qL^b$	0,5440	2,5250	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Раймонт, 1988
Ctenophora	$m = qL^b$	0,1180	1,6800	Пужакова, 1972	P1	Раймонт, 1988

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
Platyhelminthes	цилиндр $m=1/4\pi d^2h$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Раймонт, 1988
Polychaeta						
Polychaeta	цилиндр $m=1/4\pi d^2h$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Раймонт, 1988
Larvae Polychaeta	цилиндр $m=1/4\pi d^2h$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Найденко, 2001
Mollusca						
Gastropoda	$m = qL^b$	0,3100	2,4600	Грузов, 1974	F2	Найденко, 2001
Bivalvia	сфероид $m=1/6\pi hd^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Найденко, 2001
Cavoliniidae	$m = qL^b$	0,0710	2,0000	Грузов, 1974	P1	Раймонт, 1988
Limaciniidae	$m = qL^b$	0,3100	2,4600	Грузов, 1974	F2	Раймонт, 1988
Cephalopoda	$m = qL^b$	0,0710	2,0000	Грузов, 1974	P1	Акимушкин, 1968
Larvae Cephalopoda	конус $m=1/3\pi(d/2)^2h$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	P1	Акимушкин, 1968
Echinodermata						
Echinodermata	конус $m=1/12\pi Lh^2$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Касьянов, 1989
Larvae Echinodermata	конус $m=1/3\pi(d/2)^2h$	-	-	Грузов, Алексеева, 1968	F2	Касьянов, 1989

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
Chaetognatha	$m = qL^b$	0,0040	2,5900	Грузов, Алексеева, 1971	P1	Раймонт, 1988
Cephalochrdata Amphioxiformes	$m = qL^b$	0,0025	2,7700	Пужакова, 1972	F2	Расс, 1971
Tunicata Appendicularia	$m = qL^b$	0,0060	2,3700	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Пастернак, 2009
Doliolida	$m = qL^b$	0,0100	2,6800	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Раймонт, 1988
Salpida	$m = qL^b$	0,3720	2,1320	Грузов, Алексеева, 1968	F1	Раймонт, 1988
Pyrosomida	$m = qL^b$	0,3190	2,5200	Грузов, Алексеева, 1971	F2	Виноградова, 1968
Pisces Larvae Pisces	$m = qL^b$	0,0025	2,7700	Пужакова, 1972	P1	Turner, 1984 a
Ova Pisces	шар $m=1/6\pi d^3$	-	-	Грузов и др., 1968	N0	

Таблица 3

Частота встречаемости случайных видов Copepoda вод побережья Марокко

Н. – неритический, Н-О. – неритическо-океанический, О. – океанический, П. – поверхностный, Инт. – интерзональный, ШТ.– широкотропический, СЦ. – североцентральный, ЮЦ. – южноцентральный, Т.в. – тропический восточно-атлантический, М.-л. – мавритано-лузитанский, А.-б. – аркто-бореальный виды, Косм. – космополит, Сомн. – сомнительный видовой ареал; высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.), нотальная зона (н.з.).

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Частота встречаемости ± m, %
	биотопическая	батиметрическая		
1	2	3	4	5
<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock, 1856)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	23,4±2,7
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849)	Н-О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	22,9±2,3
<i>Oncaea venusta</i> Philippi, 1843	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	22,7±2,7
<i>Eucalanus crassus</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ.	22,7±2,5
<i>Eucalanus monachus</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ.	22,2±3,1
<i>Clausocalanus pergens</i> Farran, 1926	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	21,8±3,2
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849)	Н-О.	П.	ШТ.	21,7±2,1
<i>Corycaeus clausi</i> F. Dahl, 1894	О.	П.	ШТ.	21,6±1,6
<i>Paraeuchaeta hebes</i> (Giesbrecht, 1888)	О.	П.	ШТ.	20,1±3,3
<i>Acartia margalefi</i> Alcaraz, 1976	Н.	П.	Сомн.	20,1±1,7
<i>Pareucalanus attenuatus</i> (Dana, 1849)	О.	Инт.	ШТ.	18,7±2,9
<i>Clausocalanus farrani</i> Sewell, 1929	О.	П.	ШТ.	17,6±2,9
<i>Ischnocalanus gracilis</i> (Tanaka, 1956)	О.	П.	СЦ.	16,0±3,1
<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	15,7±2,3
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)	Н-О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	15,4±1,6
<i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1852)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	15,3±1,5
<i>Corycaeus anglicus</i> Lubbock, 1857	Н-О.	П.	СЦ.	15,3±2,5
<i>Oithona atlantica</i> Farran, 1908	О.	П.	Косм.	15,3±2,2
<i>Sapphirina</i> spp.				15,0±1,6
<i>Ischnocalanus tenuis</i> (Farran, 1926)	О.	П.	ШТ.	14,4±1,9
<i>Oithona linearis</i> Giesbrecht, 1891	О.	П.	ШТ.	13,2±1,4

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	Н-О.	П.	Косм.	13,1±0,5
<i>Clausocalanus lividus</i> Frost and Fleminger, 1968	О.	П.	СЦ.	12,8±1,6
<i>Paracalanus denudatus</i> Sewell, 1929	О.	П.	СЦ.?	12,4±1,3
<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht, 1888	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	12,3±2,0
<i>Clytemnestra gracilis</i> (Claus, 1891)	Н.	П.	Т.В.	12,2±1,5
<i>Oncaea conifera</i> Giesbrecht, 1891	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	11,8±2,4
<i>Delibus nudus</i> (Sewell, 1929)	О.	П.	СЦ.	11,4±1,7
<i>Pleuromamma borealis</i> (F. Dahl, 1893)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	11,3±2,3
<i>Diaixis pygmaea</i> (T. Scott, 1896)	Н.	П.	Т.В.	11,2±2,0
<i>Paracalanus tropicus</i> Andronov, 1977	О.	П.	ШТ.	11,1±1,9
<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	11,1±1,8
<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	Н-О.	П.	ЮЦ.	10,9±3,6
<i>Corycaeus typicus</i> (Krøyer, 1849)	О.	П.	ШТ.	10,8±1,8
<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849	Н.	П.	ШТ.	10,7±1,8
<i>Paracalanus nanus</i> (G. O. Sars, 1907)	О.	П.	ШТ.	10,5±1,3
<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	10,4±2,7
<i>Acartia negligens</i> Dana, 1849	О.	П.	ШТ.	10,2±1,6
<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock, 1856)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	10,0±1,5
<i>Oithona setigera</i> Dana, 1852	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	9,8±1,6
<i>Rhincalanus cornutus</i> (Dana, 1849)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	9,3±1,8
<i>Clausocalanus parapergens</i> Frost and Fleminger, 1968	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	8,8±1,7
<i>Farranula carinata</i> (Giesbrecht, 1891)	Н-О.	П.,	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	8,7±1,6
<i>Candacia pachydactyla</i> (Dana, 1849)	О.	Инт.	ШТ.	8,5±2,3
<i>Eucalanus subcrassus</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ.	8,4±1,9
<i>Oncaea minuta</i> Giesbrecht, 1892	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	8,4±1,4
<i>Centropages furcatus</i> (Dana, 1852)	Н-О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	8,2±2,0
<i>Rhincalanus nasutus</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	Косм.	8,0±2,1

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<i>Candacia armata</i> (Boeck, 1872)	О.	Инт.	СЦ.	7,9±0,9
<i>Oithona robusta</i> Giesbrecht, 1891	О.	Инт.	ШТ.	7,9±2,1
<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889)	О.	Инт.	ШТ.	7,8±1,2
<i>Acrocalanus andersoni</i> Bowman, 1958	О.	П.	ШТ.	7,6±1,9
<i>Clausocalanus mastigophorus</i> (Claus, 1863)	О.	П.	ШТ.	7,2±2,1
<i>Candacia simplex</i> (Giesbrecht, 1889)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	6,8±1,5
<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus, 1863)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	6,5±2,3
<i>Corycaeus limbatus</i> Brady, 1883	О.	П.	ШТ.	6,2±1,0
<i>Mesocalanus tenuicornis</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	6,0±1,7
<i>Calocalanus elegans</i> Schmeleva, 1965	О.	П.	Сомн.	5,4±1,6
<i>Lubbockia squillimana</i> Claus, 1863	О.	Инт.	ШТ.	5,4±1,3
<i>Metridia lucens</i> Boeck, 1865	О.	Инт.	Косм.	5,3±1,3
<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana, 1848)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	5,1±1,3
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1847)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	5,0±1,8
<i>Centropages bradyi</i> Wheeler, 1900	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	4,9±1,2
<i>Lubbockia aculeata</i> Giesbrecht, 1891	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	4,7±2,0
<i>Oithona vivida</i> Farran, 1913	О.	П.	ШТ.	4,7±1,8
<i>Heterorhabdus papilliger</i> (Claus, 1863)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	4,6±0,6
<i>Copilia spp.</i>				4,5±0,6
<i>Oculosetella gracilis</i> (Dana, 1849)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	4,2±1,0
<i>Pleuromamma piseki</i> Farran, 1929	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	3,8±1,4
<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1849)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	3,7±1,1
<i>Candacia aethiopica</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ШТ.	3,6±1,3
<i>Calocalanus plumatus</i> Schmeleva, 1965	О.	П.	Сомн.	3,5±1,2
<i>Centropages kroyeri</i> Giesbrecht, 1892	Н-О.	П.	ШТ.	3,5±0,9
<i>Corycaeus flaccus</i> Giesbrecht, 1891	О.	Инт.	ШТ.	3,5±0,5
<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1888	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	3,4±0,3

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<i>Acrocalanus longicornis</i> Giesbrecht, 1888	О.	П.	ШТ.	3,2±0,6
<i>Centropages violaceus</i> (Claus, 1863),	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	3,2±1,1
<i>Corycaeus brehmi</i> Steuer, 1910	О.	П.	СЦ.	3,1±0,8
<i>Ischnocalanus plumulosus</i> (Claus, 1863)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	2,9±0,5
<i>Aetideus giesbrechti</i> Cleve, 1904	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	2,6±1,0
<i>Corycaeus lautus</i> Dana, 1849	О.	П.	ШТ.	2,5±1,0
<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus, 1863)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	2,3±0,5
<i>Corycaeus ovalis</i> Claus, 1863	О.	П.	ШТ.	2,0±0,6
<i>Calocalanus neptunus</i> Schmeleva, 1965	О.	П.	Сомн.	1,9±0,5
<i>Labidocera wollastoni</i> (Lubbock, 1857)	Н-О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	1,9±0,6
<i>Oncaea ornata</i> Giesbrecht, 1891	О.	П.	СЦ.	1,9±0,4
<i>Pleuromamma xiphias</i> (Gies- brecht, 1889)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	1,9±0,6
<i>Lucicutia curta</i> Farran, 1904	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	1,8±0,4
<i>Lucicutia ovalis</i> (Giesbrecht, 1889)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	1,8±0,5
<i>Candacia curta</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ШТ.	1,6±0,6
<i>Eucalanus mucronatus</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ.	1,6±0,5
<i>Eucalanus subtenuis</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ.	1,6±0,6
<i>Aetideopsis armata</i> (Boeck, 1872)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	1,5±0,6
<i>Corycaeus furcifer</i> Claus, 1863	О.	Инт.	ШТ.	1,4±0,4
<i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg, 1853)	Н-О.	П.	ШТ.	1,4±0,5
<i>Euchaeta acuta</i> Giesbrecht, 1892	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	1,4±0,6
<i>Temoropia mayumbaensis</i> T. Scott, 1894	О.	Инт.	ШТ.	1,2±0,3
<i>Calocalanus ovalis</i> Schmeleva, 1965	Н.	П.	М.-л.	1,1±0,5
<i>Centropages typicus</i> Kröyer, 1849	Н-О.	П.	А.-б.	1,1±0,4
<i>Parvocalanus crassirostris</i> (F. Dahl, 1894)	Н.	П.	Т.в.	1,1±0,6
<i>Candacia bispinosa</i> (Claus, 1863)	О.	П.	ШТ.	1,0±0,4
<i>Subeucalanus pileatus</i> (Gies- brecht, 1888)	О.	Инт.	ШТ.	1,0±0,3

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<i>Calocalanus pavoninus</i> Farran, 1936	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	0,9±0,3
<i>Haloptilus mucronatus</i> (Claus, 1863)	О.	Инт.	ШТ.	0,9±0,4
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunnerus, 1765)	О.	Инт.	А.-б.	0,8±0,8
<i>Aetideus acutus</i> Farran, 1929	О.	П.	ШТ.	0,8±0,6
<i>Candacia varicans</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В б.З.	0,8±0,6
<i>Scolecithricella minor</i> (Brady, 1883)	О.	П.	Косм.	0,8±0,3
<i>Lucicutia gemina</i> Farran, 1926	О.	Инт.	ШТ.	0,7±0,3
<i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)	О.	Инт.	Косм.	0,7±0,3
<i>Oncaea notopus</i> Giesbrecht, 1891	О.	П.	ШТ.	0,7±0,3
<i>Oncaea similis</i> G. O. Sars, 1918	Н-О.	П.	Косм.	0,7±0,3
<i>Euchaeta media</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ.	0,6±0,4
<i>Metridia brevicauda</i> Giesbrecht, 1889	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,6±0,2
<i>Pontellina plumata</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ШТ.	0,6±0,3
<i>Undeuchaeta plumosa</i> (Lubbock, 1856)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,6±0,3
<i>Aetideus bradyi</i> A. Scott, 1909	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	0,5±0,4
<i>Arietellus setosus</i> Giesbrecht, 1892	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В б.З.	0,5±0,4
<i>Haloptilus acutifrons</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	Инт.	Косм.	0,5±0,3
<i>Isias clavipes</i> Boeck, 1865	Н.	П.	Т.в.	0,5±0,3
<i>Labidocera acutifrons</i> (Dana, 1849)	Н-О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Н.З.	0,5±0,5
<i>Acartia grani</i> (G. O. Sars, 1904)	Н.	П.	М.-л.	0,4±0,3
<i>Euaugaptilus elongatus</i> (G.O. Sars, 1905)	О.	Инт.	СЦ.?	0,4±0,3
<i>Euchirella messinensis</i> (Claus, 1863)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В б.З.	0,4±0,2
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	Н-О.	П.	Косм.	0,4±0,2
<i>Scaphocalanus curtus</i> (Farran, 1926)	О.	Инт.	ШТ.	0,4±0,2
<i>Scaphocalanus echinatus</i> (Farran, 1905)	О.	Инт.	ШТ.	0,4±0,2
<i>Scottocalanus securifrons</i> (T. Scott, 1894)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,4±0,2
<i>Aegisthus mucronatus</i> Giesbrecht, 1891	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,3±0,2

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<i>Augaptilus</i> spp.				0,3±0,2
<i>Heterorhabdus spinifrons</i> (Claus, 1863)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,3±0,2
<i>Phaenna spiniphera</i> Claus, 1863	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,3±0,2
<i>Pontellopsis villosa</i> (Brady, 1883)	О.	П.	ШТ.	0,3±0,3
<i>Scolecithricella vit-tata</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	П.	ШТ.	0,3±0,2
<i>Stephos</i> spp.				0,3±0,2
<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ЮЦ.	0,3±0,2
<i>Euchaeta paracon-cinna</i> Fleminger, 1957	О.	Инт.	ЮЦ.	0,2±0,1
<i>Euchirella rostrata</i> (Claus, 1866)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,2±0,1
<i>Gaetanus tenuispinus</i> (G. O. Sars, 1900)	О.	Инт.	Косм.	0,2±0,2
<i>Haloptilus ornatus</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	П.	ШТ.	0,2±0,1
<i>Haloptilus oxycephalus</i> (Giesbrecht, 1889)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,2±0,1
<i>Miracia efferata</i> Dana, 1849	О.	Инт.	ШТ.	0,2±0,1
<i>Monstrilla</i> spp.				0,2±0,2
<i>Neocalanus robustior</i> (Giesbrecht, 1888)	О.	П.	ШТ.	0,2±0,2
<i>Pleuromamma robusta</i> (F. Dahl, 1893)	О.	Инт.	Косм.	0,2±0,1
<i>Pontella atlantica</i> (H. Milne Ed-wards, 1840)	О.	П.	ШТ.	0,2±0,1
<i>Pontellopsis regalis</i> (Dana, 1849)	О.	П.	ШТ.	0,2±0,1
<i>Scolecithricella auropecten</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	П.	СЦ.	0,2±0,1
<i>Scolecithricella dentata</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,2±0,1
<i>Scolecithricella tenuiserrata</i> (Giesbrecht, 1892)	О.	П.	ШТ.	0,2±0,1
<i>Xantocalanus</i> spp.				0,2±0,1
<i>Amallothrix</i> spp.				0,1±0,1
<i>Chiridius</i> spp.				0,1±0,1
<i>Euchirella amoena</i> Giesbrecht, 1888	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	0,1±0,1
<i>Euchirella curticauda</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	0,1±0,1
<i>Gaetanus minor</i> Farran, 1905	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,1±0,1

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
<i>Haloptilus fons</i> Farran, 1908	О.	П.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,1±0,1
<i>Lophothrix latipes</i> (T. Scott, 1894)	О.	Инт.	ШТ.	0,1±0,1
<i>Paraeuchaeta pubera</i> (G. O. Sars, 1907)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	0,1±0,1
<i>Pontella mediterranea</i> (Claus, 1863)	О.	П.	СЦ.	0,1±0,1
<i>Scaphocalanus magnus</i> (T. Scott, 1894)	О.	Инт.	Косм.	0,1±0,1
<i>Scaphocalanus medius</i> (G. O. Sars, 1907)	О.	Инт.	ШТ.	0,1±0,1
<i>Scolecithricella abyssalis</i> (Giesbrecht, 1888)	О.	Инт.	ШТ.	0,1±0,1
<i>Scolecithricella gracilis</i> Sars, 1905	О.	Инт.	СЦ.	0,1±0,1
<i>Scottocalanus persecans</i> (Giesbrecht, 1895)	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В Б.З.	0,1±0,1
<i>Undeuchaeta major</i> Giesbrecht, 1888	О.	Инт.	ШТ., ВЫНОС В В.Ш.	0,1±0,1

Таблица 4

Показатели летнего состояния сообществ мезозoopланктона вод побережья Марокко

Параметр	Лето 1994 г.		Лето 1995 г.		Лето 1996 г.		Лето 1997 г.		Лето 1998 г.	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Сообщество										
Численность ± m, экз./м ³	7042 ±1047	1790 ±196	4630 ±575	588 ±115	8952 ±1472	2896 ±553	5105 ±831	989 ±222	5933 ±1549	252 ±105
Биомасса ± m, мг/м ³	294 ±63	87 ±8	254 ±25	59 ±7	448 ±95	232 ±44	476 ±78	105 ±22	209 ±58	23 ±7
Индекс Шеннона ± m, бит/экз.	3,18 ±0,10	3,73 ±0,08	3,37 ±0,11	3,85 ±0,08	3,18 ±0,12	3,81 ±0,11	3,26 ±0,08	4,18 ±0,15	2,99 ±0,10	3,82 ±0,15
Индекс выравненности Пиелу ± m	0,66 ±0,02	0,71 ±0,01	0,68 ±0,02	0,76 ±0,01	0,64 ±0,02	0,72 ±0,02	0,65 ±0,01	0,74 ±0,02	0,64 ±0,02	0,76 ±0,02
Относительная численность, %										
- неритических видов копепод	71,1	41,0	61,4	28,6	75,9	54,7	61,6	26,2	68,0	29,6
- неритическо-океанических видов копепод	22,8	40,4	27,3	35,6	17,6	23,2	27,7	37,7	25,3	24,5
- океанических видов копепод	6,1	18,6	11,3	35,8	6,5	22,1	10,7	36,1	6,7	45,9
- тонких фильтраторов	28,6	40,8	27,9	38,5	31,0	37,2	40,1	44,2	33,8	41,9
- грубых фильтраторов	10,5	14,4	9,7	6,4	14,6	20,4	10,2	9,6	8,2	13,6
- организмов со смешанным типом питания	30,8	10,4	25,8	19,5	16,3	11,0	25,9	15,7	27,8	17,4
- мелких хватателей	28,4	31,6	34,2	32,3	36,7	29,4	20,8	26,5	29,3	24,4
- крупных хватателей	1,0	1,6	1,3	3,0	1,3	1,6	2,1	3,6	0,8	2,7
- непитающихся	0,7	1,2	1,1	0,3	0,1	0,4	0,9	0,4	0,1	0,0
Параметр	Лето 1998 г.	Лето 1999 г.		Лето 2004 г.		Лето 2006 г.		Лето 2007 г.		
Сообщество	III	I	II	I	II	I	II	I	II	
Численность ± m, экз./м ³	138 ±37	12525 ±3019	3251 ±300	21701 ±7165	3425 ±992	17025 ±2830	2787 ±694	14585 ±2468	4705 ±1186	
Биомасса ± m, мг/м ³	24 ±19	622 ±189	301 ±109	542 ±173	390 ±146	633 ±167	141 ±34	429 ±100	242 ±64	
Индекс Шеннона ± m, бит/экз.	1,41 ±0,22	2,97 ±0,10	3,84 ±0,19	2,87 ±0,14	4,00 ±0,19	2,67 ±0,09	3,90 ±0,08	2,46 ±0,11	3,77 ±0,15	
Индекс выравненности Пиелу ± m	0,54 ±0,04	0,61 ±0,02	0,71 ±0,03	0,62 ±0,02	0,73 ±0,04	0,58 ±0,02	0,71 ±0,02	0,56 ±0,02	0,71 ±0,04	
Относительная численность, %										
- неритических видов копепод	25,6	83,6	40,8	85,1	51,2	91,6	38,9	95,0	51,9	
- неритическо-океанических видов копепод	70,7	10,7	32,8	12,8	37,5	6,8	45,3	3,0	37,2	
- океанических видов копепод	3,7	5,7	26,4	2,1	11,3	1,6	15,8	2,0	10,9	
- тонких фильтраторов	8,9	33,0	47,8	31,1	38,5	27,0	48,1	32,1	46,7	
- грубых фильтраторов	16,5	5,7	12,2	3,6	13,3	4,0	6,1	5,2	7,9	
- организмов со смешанным типом питания	39,7	22,5	13,3	19,8	13,2	27,1	7,8	14,2	9,9	
- мелких хватателей	5,6	35,4	23,5	44,1	31,9	40,1	32,9	46,9	31,9	
- крупных хватателей	6,5	2,1	3,0	0,9	2,7	1,4	2,2	1,0	2,9	
- непитающихся	22,8	1,3	0,2	0,5	0,4	0,4	2,9	0,6	0,7	

Таблица 5

Показатели зимнего состояния сообществ мезозoopланктона вод побережья Марокко

Параметр	Зима 1993/94 г.			Зима 1994/95 г.				Зима 1996/97 г.	
	I	II	III	I	II	III	IV	I	II
Сообщество									
Численность ± m, экз./м ³	2857 ±814	418 ±98	2044 ±1041	5027 ±929	1192 ±169	977 ±428	6436 ±1093	3688 ±486	948 ±159
Биомасса ± m, мг/м ³	92 ±29	26 ±5	171 ±83	153 ±22	76 ±10	94 ±24	500 ±191	114 ±17	180 ±67
Индекс Шеннона ± m, бит/экз.	2,97 ±0,11	4,19 ±0,06	3,51 ±0,26	2,84 ±0,16	4,19 ±0,05	2,95 ±0,32	3,91 ±0,07	2,71 ±0,11	4,07 ±0,07
Индекс выравненности Пиелу ± m	0,60 ±0,02	0,76 ±0,01	0,72 ±0,05	0,61 ±0,03	0,79 ±0,01	0,61 ±0,08	0,77 ±0,02	0,58 ±0,02	0,73 ±0,01
Относительная численность, %									
- неритических видов копепод	70,7	21,9	52,8	83,7	37,7	66,3	32,0	80,4	30,2
- неритическо-океанических видов копепод	19,4	42,4	28,3	11,2	36,9	30,9	36,6	15,7	37,4
- океанических видов копепод	9,9	35,7	18,9	5,1	25,4	2,8	31,4	3,9	32,4
- тонких фильтраторов	31,2	54,2	32,6	24,1	35,4	45,4	47,0	27,1	59,6
- грубых фильтраторов	7,4	5,9	15,3	9,7	14,2	18,6	28,2	28,2	8,9
- организмов со смешанным типом питания	41,2	8,6	15,8	39,2	13,5	17,2	9,5	25,1	6,9
- мелких хватателей	18,8	28,1	18,6	25,3	33,6	18,4	12,6	18,5	27,1
- крупных хватателей	0,8	2,2	4,0	0,6	1,4	0,3	1,4	1,1	3,4
- непитающихся	0,6	1,0	13,7	1,1	1,9	0,1	1,3	0,1	0,8
Параметр	Зима 1997/98 г.			Зима 1998/99 г.					
Сообщество	I	II		I	II	III			
Численность ± m, экз./м ³	6978 ±1084	367 ±99		7162 ±1131	1829 ±191	3950 ±2060			
Биомасса ± m, мг/м ³	333 ±51	32 ±8		283 ±26	108 ±11	100 ±61			
Индекс Шеннона ± m, бит/экз.	3,17 ±0,11	3,96 ±0,26		3,07 ±0,09	4,09 ±0,06	2,21 ±0,49			
Индекс выравненности Пиелу ± m	0,67 ±0,02	0,75 ±0,04		0,57 ±0,01	0,75 ±0,01	0,46 ±0,09			
Относительная численность, %									
- неритических видов копепод	64,9	13,1		77,6	38,7	91,7			
- неритическо-океанических видов копепод	28,2	43,6		16,2	41,9	2,4			
- океанических видов копепод	6,9	43,3		6,2	19,4	5,9			
- тонких фильтраторов	35,4	48,3		33,9	48,4	9,4			
- грубых фильтраторов	13,3	8,6		12,6	11,2	14,9			
- организмов со смешанным типом питания	29,3	10,1		28,5	10,6	1,7			
- мелких хватателей	20,0	26,8		23,0	25,9	72,7			
- крупных хватателей	1,7	5,4		1,5	2,7	1,0			
- непитающихся	0,3	0,8		0,5	1,2	0,3			

Таблица 6

Показатели осеннего состояния сообществ мезозoopланктона вод побережья Марокко

Параметр	Осень 2003 г.				Осень 2004 г.		
	I	II	III	IV	I	II	III
Сообщество							
Численность ± m, экз./м ³	24893 ±6881	10655 ±2520	3537 ±1522	13268 ±5893	14647 ±1889	3517 ±892	10741 ±7985
Биомасса ± m, мг/м ³	1323 ±633	995 ±387	139 ±41	184 ±86	528 ±123	486 ±235	216 ±110
Индекс Шеннона ± m, бит/экз.	2,38 ±0,13	3,81 ±0,10	2,41 ±0,35	3,67 ±0,20	3,38 ±0,14	4,08 ±0,05	2,57 ±0,21
Индекс выравненности	0,58	0,71	0,51	0,71	0,62	0,71	0,57
Пиелу ± m	±0,03	±0,02	±0,10	±0,01	±0,04	±0,01	±0,05
Относительная численность, %							
- неритических видов копепод	90,0	55,1	59,5	57,0	71,6	18,1	92,2
- неритическо-океанических видов копепод	7,6	27,8	37,0	26,0	19,7	53,1	7,1
- океанических видов копепод	2,4	17,1	3,5	17,0	8,7	28,8	0,7
- тонких фильтраторов	23,4	47,7	32,0	41,7	35,8	58,0	50,5
- грубых фильтраторов	1,7	8,7	5,6	7,7	5,2	3,3	5,8
- организмов со смешанным типом питания	41,2	16,9	2,1	16,7	16,4	7,8	12,0
- мелких хватателей	32,8	23,7	59,6	31,0	39,4	25,3	27,2
- крупных хватателей	0,7	2,0	0,7	2,7	2,5	5,3	4,0
- непитающихся	0,4	1,1	0,0	0,3	0,5	0,3	0,5
Параметр	Осень 2005 г.		Осень 2006 г.		Осень 2007 г.		
	I	II	I	II	I	II	III
Сообщество							
Численность ± m, экз./м ³	22550 ±5514	4146 ±1072	21433 ±4892	4345 ±1568	28176 ±5165	7076 ±2286	8192 ±1007
Биомасса ± m, мг/м ³	769 ±147	220 ±58	903 ±235	410 ±282	1593 ±346	462 ±165	407 ±230
Индекс Шеннона ± m, бит/экз.	3,14 ±0,13	4,32 ±0,15	2,69 ±0,08	4,23 ±0,10	2,66 ±0,12	4,14 ±0,14	3,36 ±0,19
Индекс выравненности	0,62	0,73	0,59	0,71	0,55	0,74	0,69
Пиелу ± m	±0,02	±0,02	±0,2	±0,2	±0,02	±0,02	±0,07
Относительная численность, %							
- неритических видов копепод	79,9	30,2	80,1	38,9	91,3	44,3	56,8
- неритическо-океанических видов копепод	14,9	48,8	15,1	39,3	6,7	38,0	40,5
- океанических видов копепод	5,2	21,0	4,8	21,8	2,0	17,7	2,7
- тонких фильтраторов	38,2	42,8	36,1	43,7	42,6	46,4	44,0
- грубых фильтраторов	6,7	4,2	6,2	5,8	4,9	7,7	9,6
- организмов со смешанным типом питания	11,1	6,6	18	10,4	15,8	7,7	20,7
- мелких хватателей	41,0	40,9	37,1	35,2	35,3	34,3	24,2
- крупных хватателей	2,8	5,5	2,4	4,4	1,2	2,5	0,8
- непитающихся	0,1	0,1	0,2	0,5	0,3	1,1	0,8

Таблица 7

Относительная численность структурообразующих видов мезозoopланктона основного нееритического сообщества I вод побережья Марокко

Лето 1994 г.		Лето 1995 г.	
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	21,7	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	19,1
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	14,6	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	12,8
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	13,9	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	11,5
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	8,2	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	7,4
Clausocalanus spp. cop. I-V	4,8	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	4,2
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	4,3	Appendicularia	4,0
Прочие	32,5	Прочие	41
Лето 1996 г.		Лето 1997 г.	
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	23,2	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	17,5
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	15,2	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	12,5
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	10,7	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	11,9
Appendicularia	4,3	Appendicularia	6,8
<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus, 1863)	4,2	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	6,3
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	3,9	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	5,9
Прочие	38,5	Прочие	39,1
Лето 1998 г.		Лето 2004 г.	
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	24,1	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	19,4
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	21,3	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	14,2
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	10,8	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	11,7
<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	6,4	<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	8,5
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	3,5	<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	5,4
Nauplia Calanus	3,3	Appendicularia	4,2
Прочие	30,6	Прочие	36,6
Лето 2006 г.		Лето 2007 г.	
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	23,2	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	29,3
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	21,0	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	20,3
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	15,7	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	13,4
<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836	8,3	<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	8,9
<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	3,6	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1892	4,9
Appendicularia	2,8	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	4,4
Прочие	25,4	Прочие	18,8
Зима 1993/94 г.		Зима 1994/95 г.	
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	35,5	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	35,4
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	14,8	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	17,3
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	10,3	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	14,4
Clausocalanus sp. I-V cop.	7,2	Clausocalanus sp. I-V cop.	3,7
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	4,1	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	3,3
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	2,4	Nauplia Calanus	2,7
Прочие	25,7	Прочие	23,2

Продолжение таблицы 7

Зима 1996/97 г.		Зима 1997/98 г.	
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	24,3	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	20,2
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	15,8	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	14,4
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	8,9	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	13,1
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	8,0	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	7,7
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	6,6	Appendicularia	5,5
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	5,1	<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus, 1863)	3,3
Прочие	31,3	Прочие	35,8
Зима 1998/99 г.		Осень 2003 г.	
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	23,8	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	30,2
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	22,5	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	25,5
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	8,5	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	18,2
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	5,2	<i>Podon leuckartii</i> (G. O. Sars, 1862)	10,5
Appendicularia	3,3	<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836	3,5
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	3,1	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	1,2
Прочие	33,6	Прочие	10,9
Осень 2004 г.		Осень 2005 г.	
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	24,7	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	23,0
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	15,6	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	22,2
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	10,1	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	9,1
<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	5,9	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	4,0
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	3,9	Appendicularia	2,9
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	3,1	<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	2,6
Прочие	36,7	Прочие	36,2
Осень 2006 г.		Осень 2007 г.	
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	25,2	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	27,2
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	19,3	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	21,9
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	10,6	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	12,9
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	5,3	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	10,6
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	3,8	<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	5,5
Appendicularia	2,8	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	2,2
Прочие	33,0	Прочие	19,7

Таблица 8

Относительная численность структурообразующих видов мезозоопланктона
основного дальне-неритического сообщества II вод побережья Марокко

Лето 1994 г.		Лето 1995 г.	
<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	14,6	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	17,6
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	10,4	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	9,5
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	9,4	<i>Clausocalanus</i> sp. cop. I-V	6,2
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	8,9	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889	6,0
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	5,6	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	5,4
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	4,8	Salpidae	4,9
Прочие	46,3	Прочие	50,4
Лето 1996 г.		Лето 1997 г.	
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	16,7	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	8,8
Appendicularia	9,7	<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	8,6
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	9,3	Appendicularia	5,6
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	5,5	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	4,9
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	5,2	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	4,9
<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	4,5	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	4,9
Прочие	49,1	Прочие	62,3
Лето 1998 г.		Лето 2004 г.	
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	11,7	Appendicularia	12,4
<i>Pleuromamma borealis</i> (F. Dahl, 1893)	7,9	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	8,2
<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889	7,7	<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	8,0
<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	7,3	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	5,9
Salpidae	6,6	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	5,8
<i>Месуноцера clausi</i> I. C. Thompson, 1888	4,2	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	5,8
Прочие	54,6	Прочие	53,9
Лето 2006 г.		Лето 2007 г.	
<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	12,6	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	18,3
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	8,2	<i>Clausocalanus</i> spp. cop. I-V	8,5
Appendicularia	8,0	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	6,8
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	7,9	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	5,8
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	6,7	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	5,3
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	6,5	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	4,8
Прочие	50,1	Прочие	50,5
Зима 1993/94 г.		Зима 1994/95 г.	
<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	17,9	<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	10,6
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	7,7	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	10
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	6,9	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	7,3
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	5,7	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	6,5
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	5,0	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	6,4
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	4,2	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	5,2
Прочие	52,6	Прочие	54,0

Продолжение таблицы 8

Зима 1996/97 г.		Зима 1997/98 г.	
<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	10,6	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	15,7
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	8,1	Salpidae	9,5
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	6,1	<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	6,7
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	5,8	Appendicularia	5,3
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	4,9	<i>Mecynocera clausi</i> I. C. Thompson, 1888	4,3
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	4,2	<i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926	3,5
Прочие	60,3	Прочие	55,0
Зима 1998/99 г.		Осень 2003 г.	
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	14,3	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	16,6
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	9,0	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	8,8
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	8,8	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	7,7
<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	8,6	<i>Clausocalanus</i> sp. III-V cop.	7,5
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888	6,5	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	7,2
Nauplia Calanus	5,7	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	6,1
Прочие	56,1	Прочие	46,1
Осень 2004 г.		Осень 2005 г.	
<i>Clausocalanus</i> sp. III-V cop.	26,6	<i>Clausocalanus</i> sp. III-V cop.	15,8
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	9,7	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	13,7
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	7,5	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	7,6
<i>Mecynocera clausi</i> I. C. Thompson, 1888	4,2	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	6,3
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	3,8	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	4,2
<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	3,8	<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	3,8
Прочие	44,4	Прочие	48,6
Осень 2006 г.		Осень 2007 г.	
<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	16,8	<i>Clausocalanus</i> sp. I-V cop.	11,8
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	10,2	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	9,2
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	9,1	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	8,7
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	6,3	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	7,1
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	5,2	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	6,1
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	2,8	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	3,9
Прочие	49,6	Прочие	53,2

Таблица 9

Относительная численность структурообразующих видов мезозоопланктона атипичных сообществ и осенне-зимних сообществ у м. Кап-Блан вод побережья Марокко

Лето 1998 г.		Зима 1993/94 г.		
Сообщество III	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	29,8	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	17,0
	Ova Pisces	13,7	Ova Pisces	13,7
	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	8,8	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	12,4
	<i>Podon leuckartii</i> (G. O. Sars, 1862)	5,0	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	10,1
	Appendicularia	4,7	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	8,1
	Decapoda Larvae	4,6	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	5,1
	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	3,8	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	4,2
	Прочие	29,6	Прочие	29,4
Зима 1994/95 г.				
Сообщество III	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	35,8	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	14,7
	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	10,9	Clausocalanus sp. I-V cop.	10,8
	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	9,8	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	6,3
	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	9,8	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	4,9
	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	6,1	Nauplia Eucalanus	4,3
	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	5,8	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	4,3
	<i>Podon leuckartii</i> (G. O. Sars)	5,1	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	3,9
	Прочие	16,7	Прочие	50,8
Зима 1998/99 г.				
Сообщество III	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	55,2		
	Bivalvia	9,3		
	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1892	7,3		
	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	6,9		
	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	4,5		
	Nauplia Cirripedia	3,4		
	Прочие	13,4		
Осень 2003 г.				
Сообщество III	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	46,6	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	23,2
	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	30,6	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	12,6
	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	6,8	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	7,5
	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	2,6	<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836	7,4
	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1892	2,5	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	7,1
	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	2,4	Nauplia Calanus	5,2
	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	1,6	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	4,5
	Прочие	6,9	Прочие	32,5
Осень 2004 г.		Осень 2007 г.		
Сообщество III	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	48,4	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	32,4
	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	11,2	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	14,4
	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	11	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	10,6
	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	4,5	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	8,9
	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1849)	3,7	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	3,4
	Chaetognatha	3,5	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	2,0
	Прочие	17,7	Прочие	28,3

Таблица 10

Результаты проверки по критерию Фишера гипотезы о существовании межгодовых и сезонных различий численности мезозoopланктона вод побережья Марокко. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия

Показатели для анализа	Групповая средняя	F-критерий	P-значение	F-критическое
Численность сообщества I в периоды:				
– лето 1994–1998 гг. и лето 1999–2007 гг.	6332,5 16458,8	30,97	0,001	5,59
– лето 1994–1998 гг. и зима 1993/94 – 1997/98 гг.	6332,5 4637,5	2,11	0,194	5,59
– лето 1999–2007 гг. и осень 2003–2007 гг.	16458,8 22339,7	3,55	0,109	5,99
Численность сообщества II в периоды:				
– лето 1994–1998 гг. и лето 1999–2007 гг.	1302,9 3541,9	11,98	0,01	5,59
– лето 1994–1998 гг. и зима 1993/94–1997/98 гг.	1302,9 731,2	1,02	0,35	5,59
– лето 1999–2007 гг. и осень 2003–2007 гг.	3541,9 5947,7	2,12	0,19	5,99

Таблица 11

Результаты проверки с использованием ANOSIM – анализа в PRIMER[®]6 гипотезы об отсутствии межгодовых и сезонных различий видовой структуры сообществ мезозоопланктона вод побережья Марокко. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия в видовой структуре

Показатели для анализа	R_0	Уровень значимости, %	Кол-во действительных перестановок	Кол-во перестановок, дающих $R \geq R_0$
Видовая структура неритического сообществ I в периоды:				
–лето 1994-1998 гг. и зима 1993/94-1998/99 гг.	0,144	85,7	126	108
–лето 1999-2007 гг. и осень 2003-2007 гг.	0,324	76,9	126	97
– зима и лето 1994-1998 гг. и лето и осень 1999-2007 гг.	0,609	0,1	999	0
Видовая структура океанического сообществ II в периоды:				
–лето 1994-1999 гг. и зима 1993/94-1998/99 гг.	0,232	1,6	126	5
–лето 2004-2007 гг. и осень 2004-2007 гг.	0,019	62,3	37	22
– зима и лето 1994-1999 гг. и лето и осень 2004-2007 гг.	0,738	0,1	999	0