

УДК 591.524.12.3:551.46(261.77)

Таксономический состав мезозoopланктона экосистемы Канарского течения (по побережью Марокко)

**В.В. Лидванов*, Е.И. Кукуев,
С.К. Кудерский, О.Г. Грабко**

*Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО),
Россия 236022, г. Калининград, ул. Дмитрия Донского, 5*

Received 12.02.2013, received in revised form 28.02.2013, accepted 14.03.2013

*На основе материалов многолетних сборов в пелагиали марокканского побережья экосистемы Канарского течения проведен фаунистический анализ мезозoopланктона (с акцентом на *Sopropoda*): оценен его состав, частота встречаемости отдельных таксонов, а также биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая структуры фауны *Sopropoda*. Обнаружены два вида *Sopropoda*, отсутствующие в других фаунистических списках, – южноцентральный *Euchaeta parascopina* Fleminger, 1957 и широкотропический *Paracalanus tropicus* Andronov, 1977. В фауне *Sopropoda* доминируют океанические широкотропические виды, среди которых поверхностные и интерзональные представлены в равном соотношении. Однако неритические широкотропические виды формируют основу группы константных видов (частота встречаемости более 50 %) и создают фаунистический фон района. Состав групп константных, второстепенных и случайных по частоте встречаемости таксонов достаточно консервативен. Частота встречаемости основных видов веслоногих ракообразных в значительной степени соответствует их встречаемости в прибрежных районах всего Североатлантического субтропического круговорота.*

Ключевые слова: таксономический состав мезозoopланктона, экосистема Канарского течения, частота встречаемости, биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая структуры.

Введение

Экосистема Канарского течения относится к одной из 64 Больших морских экосистем Мирового океана, к одной из четырех глав-

ных восточных пограничных высокопродуктивных апвеллинговых экосистем и к одному из важнейших районов международного промысла, где величина ежегодного вылова пела-

гических рыб-планктофагов составляет более 2 млн т (Sherman et al., 1993; Доманевский, 1998). Эта экосистема располагается вдоль атлантического побережья Западной Африки и Пиренейского полуострова между 12° и 44° с.ш.; ее Марокканский район, простирающийся от м. Сим до м. Кап-Блан (37°–21° с.ш.), имеет наиболее важное промысловое значение (Aristegui et al., 2009). Поэтому исследование мезозoopланктона как индикатора состояния экосистемы в условиях изменения климата и высокой антропогенной нагрузки становится крайне актуальным.

Исследования экосистемы Канарского течения насчитывают более чем столетнюю историю (Грезе, 1971). К настоящему времени она хорошо изучена в промыслово-океанологическом аспекте. Опубликован ряд обзорных статей (Кудерский и др., 2000; Aristegui et al., 2009; Духова, 2010) и монографий (Доманевский, 1998; Берников и др., 2002; Чернышков и др., 2005), в которых на основе многолетних данных проанализирована структура и динамика биотопа, а также биология промысловых видов рыб. Хотя другие ее компоненты, особенно фито- и зоопланктон, изучены значительно хуже (Гейнрих, 1993).

Целенаправленные исследования состава и структуры зоопланктона начаты еще в экспедициях датской шхуны «Дана» в 20-х гг. прошлого столетия, продолжены в 50-х гг. в ходе выполнения работ по программе Международного геофизического года и в 70-х гг. при выполнении программы CINECA (Канаева, 1962; Виноградов, 1968; Грезе, 1971; Доманевский, 1998). Первая крупная фаунистическая сводка важнейшей группы планктонных организмов района – веслоногих ракообразных – сформирована Ф. Вивом в начале 80-х гг. (Vives, 1982). В ней указана биотопическая приуроченность и батиметрическое распре-

деление каждого вида. В последней, наиболее полной и постоянно обновляемой фаунистической сводке Copepoda, принадлежащей К. Разулю (Razouls et al., 2005-2012), имеются также карты-схемы географического распространения видов в Мировом океане. Данные по частоте встречаемости основных систематических групп мезозoopланктона и отдельных видов Copepoda представлены в работе Л.Н. Грузова (Грузов и др., 1996).

Однако так и не проведено комплексного фаунистического анализа мезозoopланктона экосистемы Канарского течения и отдельных ее районов, который включил бы в себя оценку частоты встречаемости отдельных таксонов, позволил бы выявить значение в ее формировании видов с разными типами ареалов, батиметрической и биотопической приуроченности. Полученные результаты могли бы предоставить дополнительный инструмент для синэкологического анализа мезозoopланктона. Они позволили бы на основе данных сезонной и межгодовой изменчивости видовой, трофической, а также биотопической и батиметрической структур сообществ мезозoopланктона и аномалий частоты встречаемости его представителей в полной мере не только описать его динамику, но и оценить состояние экосистемы Канарского течения. Последнее чрезвычайно актуально в условиях изменения климата и антропогенного воздействия. Решение этих важных в теоретическом и практическом плане вопросов может быть выполнено на основе материалов многолетних сборов, проведенных на обширной акватории вдоль атлантического побережья Северо-Западной Африки. Цель работы – проанализировать состав, биотопическую, батиметрическую и зоогеографическую структуры мезозoopланктона вод побережья Марокко (с акцентом на веслоногих ракообразных), а также

оценить частоту встречаемости отдельных таксонов.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили пробы мезозоопланктона, собранные с 1994 по 2007 гг. в водах исключительной экономической зоны Марокко (включая Западную Сахару) в ходе комплексных тралово-акустических и гидробиологических съемок, выполненных на судах ФГУП «АтлантНИРО». Сборы проб мезозоопланктона проводили дважды в год: до 1999 г. – летом и зимой, а с 2003 г. – летом и осенью. Всего использованы результаты обработки 1144 проб, собранных в девяти летних, пяти зимних и пяти осенних съемках.

Полигон исследований охватывал акваторию от м. Беддоуза до м. Кап-Блан (32-21°с.ш.) и приурочен к району наиболее активного международного промысла (рис. 1). Станции на полигоне располагались над глубинами 20-1000 м на параллельных широтно-ориентированных разрезах длиной от 11 до 90 миль, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На каждом разрезе выполнялось от 2 до 4 станций таким образом, чтобы обеспечить максимальный охват полигона.

Пробы собраны в дневное время суток в слое 0-100 м (на глубинах менее 100 м – в слое 0-дно) планктоносборщиком «БОН-ГО-20» с площадью раскрытия 0,03 м² и фильтрующим ситом из капронового газа с размером ячеек 168 мкм путем ступенчато-

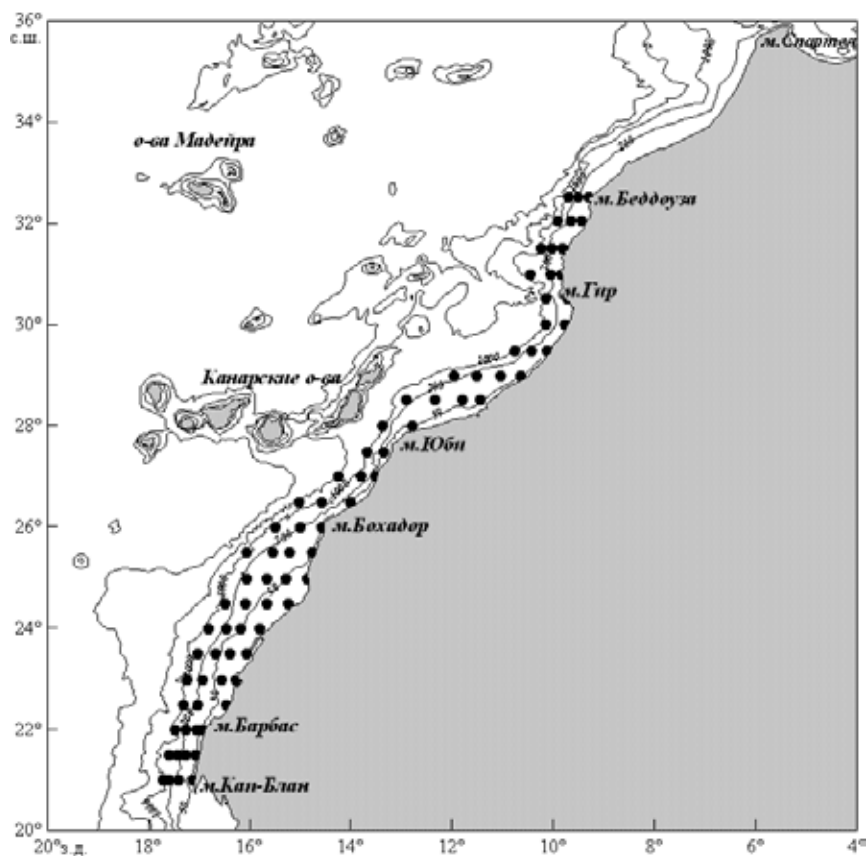


Рис. 1. Схема расположения гидробиологических станций вдоль побережья Марокко

косо́го траления на стандартных горизонтах в соответствии с руководством (Носков и др., 1983). Объем профильтрованной воды менялся в диапазоне от 10 (на шельфе) до 70 м³ (в океанической части). Камеральная обработка проб проведена по методике, принятой в качестве стандартной для этого района (Каредин, 1982). При обработке основное внимание уделено веслоногим (Copepoda) и ветвистоусым (Cladocera) ракообразным, которых по возможности идентифицировали до вида. Другие группы мезозоопланктона идентифицировали, как правило, до таксонов выше рода. Синонимии верифицировали по ITIS (www.itis.gov).

Биотопическая структура мезозоопланктона оценена по распределению трех экологических групп копепод – неритической, неритическо-океанической и океанической (Беклемишев, 1969; Киселев, 1969). Принадлежность каждого вида к той или иной группе определена на основе данных биотопической приуроченности Ф. Вива (Vives, 1982). По батиметрической приуроченности копеподы разделены на поверхностные и интерзональные в соответствии с классификацией М.Е. Виноградова (Виноградов, 1968) и данными батиметрического распределения видов Ф. Вива (Vives, 1982).

При оценке конфигурации видовых ареалов копепод в качестве теоретической основы положена концепция К.В. Беклемишева (Беклемишев, 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 основы ареала в водах, покидающих круговорот, находятся зоны нестерильного и стерильного выноса.

Для океанических и неритическо-океанических видов использована типология ареалов К.В. Беклемишева (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1977). Ареалы неритических видов соответствуют их распределению в провинциях шельфа Атлантики (Беклемишев, 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 распределения 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 только как вынос их в высокие широты (бореальную и/или нотальную зоны) без конкретизации типа выноса.

Для оценки значимости в фауне мезозоопланктона того или иного таксона применен показатель частоты встречаемости как отношение количества станций, на которых отмечен таксон, к общему количеству станций на съемке (Баканов, 2005). При характеристике частоты встречаемости принята следующая шкала: константные таксоны – частота встречаемости более 50 %, второстепенные – 25-50 %, случайные – менее 25 %.

Результаты и обсуждение

Состав мезозоопланктона

В районе исследований в поверхностном слое идентифицированы меро- и голоплан-

ктонные организмы, относящиеся к следующим крупным таксонам: Polychaeta, Copepoda, Cladocera, Cirripedia, Ostracoda, Stomatopoda, Mysida, Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Euphausiacea, Decapoda, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda), Echinodermata, Chaetognatha, Cephalochordata, Siphonophorae, Tunicata (Appendicularia, Doliolida, Salpida), икринки и личинки рыб.

Среди ветвистоусых ракообразных выявлены семь 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, представители которых не определены до вида (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; 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 всплески 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 более 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 полученных результатов и литературных данных обусловлены прежде всего меньшей площадью исследованной нами акватории, ограниченной 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 обнаружены 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 (Samouë et al., 2005), но наш целенаправленный поиск так и не позволил их обнаружить.

Сравнивая далее 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. В списке К. Разуля (Razouls et al., 2005-2012) нет двух видов (*Euchaeta paraconcinna* Fleminger, 1957 и *Paracalanus tropicus* Andronov, 1977), которые также не отмечены и Ф. Вивом. Оба этих вида, судя по данным К. Разуля (Razouls et al., 2005-2012), типичны для вод южного крупномасштабного субтропического круговорота, а *Paracalanus tropicus*, судя по нашим данным, – еще и для вод побережья Марокко, где частота его встречаемости в отдельные годы достигала 25 %. С учетом распределения *Paracalanus tropicus* в Южной Атлантике его ареал мож-

Таблица 1. Биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая структуры фауны Copepoda вод 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)
				Космополитический	1,6 % (3 вида)
				Североцентральный	1,2 % (2 вида)
				Южноцентральный	0,5 % (1 вид)
				Арктобореальный	0,5 % (1 вид)
		Интерзональный	2,2 % (4 вида)		
Океанический	77,2 % (142 вида)	Поверхностный	38,1 % (70 видов)	Широкотропический	30,5 % (56 видов)
				Североцентральный	4,4 % (8 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)
				Арктобореальный	0,5 % (1 вид)
				Космополитический	3,9 % (7 видов)

но рассматривать как широкотропический, а слабую изученность объяснить недостаточной разработанностью систематики всего рода *Paracalanus*.

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

Биотопическая и батиметрическая структуры фауны веслоногих ракообразных

Анализ биотопической и батиметрической структур фауны Copepoda свидетельствует, о том, что основу полученного фаунистического списка формируют океанические виды, среди которых поверхностные и интерзональные представлены практически в равном соотношении (табл. 1, 2). Число неритическо-океанических видов на порядок меньше океанических, и они представлены преимущественно видами, обитающими в поверхностном слое. Наименьшее число видов отмечено у неритических представителей мезозоопланктона.

Подобная биотопическая структура фауны веслоногих ракообразных вод 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. 1). В целом известно, что группа интерзональных видов экологически неоднородна: в ней различают верхнеинтерзональные виды, основные этапы жизненного цикла которых привязаны к поверхностной зоне, и нижнеинтерзональные виды, преимущественно связанные с мезопелагиалью, но совершающие активные суточные вертикальные миграции (Виноградов, 1968). Именно верхнеинтерзональные виды преобладают среди представителей этой группы. Однако в дневное время суток в эпипелагиали нами были отмечены и нижнеинтерзональные виды родов *Metridinidae*, *Rhincalanidae*, *Eucalanidae*, а также *Oncaea conifera* Giesbrecht, 1891. 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 динамически-

Таблица 2. Частота встречаемости видов Copepoda вод побережья Марокко, их биотопическая, батиметрическая и зоогеографическая характеристики. Условные обозначения: Н. – неритический, Н.-О. – неритическо-океанический, О. – океанический, П. – поверхностный, Инт. – интерзональный, ШТ. – широкопротический, СЦ. – североцентральный, ЮЦ. – южноцентральный, Т.в. – тропический восточно-атлантический, М.-л. – мавритано-лузитанский, А.-б. – арктобореальный виды, Косм. – космополит, Сомн. – сомнительный видовой ареал; высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.), нотальная зона (н.з.). Двойной горизонтальной чертой отделены группы константных, второстепенных и случайных таксонов; m – стандартная ошибка средней (n=1144) пробы

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Частота встречаемости ± m, %
	биотопическая	батиметрическая		
1	2	3	4	5
<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
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	49,4±3,0
<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

Продолжение табл. 2

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
<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.	П.	ШТ.	10,9±3,6

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5
<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
<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> Shmeleva, 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

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5
<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</i> spp.				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> Shmeleva, 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
<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> Shmeleva, 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> (Giesbrecht, 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

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	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> Shmeleva, 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> (Giesbrecht, 1888)	О.	Инт.	ШТ.	1,0±0,3
<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 табл. 2

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 vittata</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 paraconcinna</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 Edwards, 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>Amalothrix</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
<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

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
<i>Scolecithricella gracilis</i> Sars, 1905	О.	Инт.	СЦ.	0,1±0,1
<i>Scottocalanus persekans</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

ми условиями для задержки в поверхностных слоях нижеинтерзональных 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).

Типы ареалов и зоогеографическая структура фауны веслоногих ракообразных

Типизация ареалов океанических и неритическо-океанических видов позволила выделить основные группы *Soropoda* (рис. 2, табл. 2):

1) арктобореальные 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 субтропиче-

ского круговорота – к Южной атлантической центральной водной массе;

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

Среди неритических видов удалось выделить группы копепод с разными типами ареалов (рис. 2, табл. 2):

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 нижебореальной зоогеографических зон Восточной Атлантики.

Кроме них выделена группа видов, имеющих сомнительный ареал. Эти виды настолько мало изучены, что пока еще нельзя говорить о типе их зоогеографического распределения.

Рассматривая только представителей фауны копепод океанической и неритическо-океанической экологической группы, мы видим, что она представлена преимущественно широкотропическими видами (80 %), значительно меньше североцентральными видами (8 %) и видов-космополитов (7 %); и только четыре вида (*Calanoides carinatus* (Ktøyer,

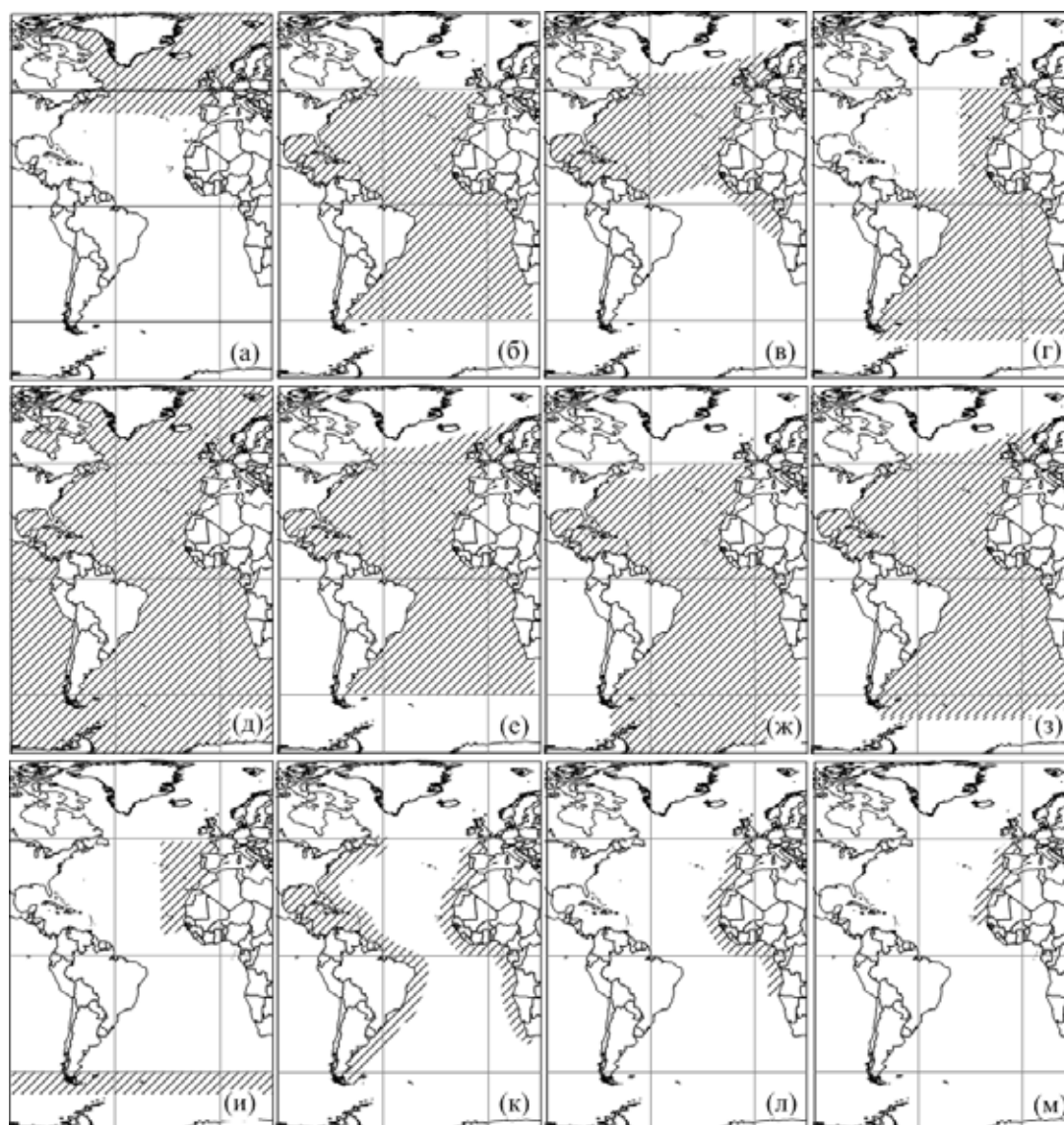


Рис. 2. Примеры типов ареалов видов Соперода, населяющих воды побережья Марокко. Океанические и неритическо-океанические виды: а – арктобореальный *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765); б – широкотропический *Clausocalanus paululus* Farran, 1926; в – североцентральный *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863); г – южноцентральный *Calanoides carinatus* (Krøyer, 1849); д – космополит *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht, 1888; е – широкотропический *Scolecithrix bradyi* Giesbrecht, 1888, вынос в boreальную 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 *Diaixis pygmaea* (T. Scott, 1899); м – мавритано-лузитанский *Acartia grani* (G. O. Sars, 1904)

1849), *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 арктобореальной зоне, а три вида *Calocalanus elegans* Shmeleva, 1965, *Calocalanus plumatus* Shmeleva, 1965 и *Calocalanus neptunus* Shmeleva, 1965 имеют сомнительный ареал (табл. 1, 2). Более 40 % широкотропических видов расширяют свой ареал за счет выноса в высокие широты.

Неритическая фауна копепод также 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. 1, 2).

Таким образом, полученная зоогеографическая структура (табл. 1) 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 широкотропических 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 ис-

следований Северной атлантической центральной водной массе. Хотя количество этих видов относительно небольшое (табл. 1, 2), но некоторые из них, особенно *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863), играют существенную роль как константные виды не только в фауне района, 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, менее значимы в фауне побережья Марокко (табл. 1, 2). Из них *Undinula vulgaris*, отмеченная в других фаунистических списках (Vives, 1982; Razouls et al., 2005-2012), и особенно *Euchaeta paraconcinna*, которой нет 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 играет важную роль в структуре сообществ, дифференцирующихся в районе м. Кап-Блан (Глушко, Лидванов, 2012). 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; Hernandez-Leon et al., 2007). Вопрос о структуре популяции этого вида остается открытым, и, вероятно, в водах побережья Марокко формируется его зависимая нестерильная

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

И, наконец, арктобореальные 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 встречаются на севере акватории и, вероятно, проникают сюда из бореальной области с водами Канарского течения.

Как было отмечено, более 40 % широкоэкваториальных видов веслоногих ракообразных распространены далеко за пределами субтропических круговоротов. Такой вынос широкоэкваториальной фауны и в бореальную зону Северо-Восточной Атлантики, и в нотальную зону Южного океана описан не только у копепод, но и у других зоопланктонов, 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 широкоэкваториальных 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 района экосистемы Канарского течения 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 широкоэкваториальными ареалами, а также присутствуют североцентральные и в меньшей степени южноцентральные и арктобореальные 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 имеются виды с мавритано-лузитанским типом распределения, придают побережью Марокко зоогеографический статус Мавританской провинции (Несис, 1982).

Частота встречаемости таксонов мезозоопланктона

На исследованной акватории среди представителей крупных константных таксонов (за исключением *Soropoda* и *Cladocera*) практически повсеместно распространены щетинкочелюстные, меньшую частоту встречаемости имели личинки десятиногих раков и аппендикулирии (табл. 3). 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 сальпы присутствовали 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*

Таблица 3. Частота встречаемости крупных таксонов мезозоопланктона (за исключением Copepoda) и видов Cladocera вод побережья Марокко. m – стандартная ошибка средней (n=1144) пробы

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>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836	12,0±3,3
	<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	13,1±3,3
	<i>Pseudevadne tergestina</i> (Claus, 1877)	12,8±2,8
	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	

avirostris – на 25 % акватории (табл. 3). Остальные виды встречались реже, а *Podon leuckartii* отмечен единично.

Из 184 видов веслоногих ракообразных только 12 константные, распространенные более чем на половине исследованной акватории и формирующие ее фаунистический

фон (табл. 2). Основу этой группы создают поверхностные неритические широкоотропические виды.

В состав группы второстепенных таксонов вошли всего 14 видов веслоногих, два из которых неритические (*Oithona nana* Giesbrecht, 1892 и *Corycaeus giesbrechti* F. Dahl,

1894), а остальные поверхностные широко-тропические океанические или неритическо-океанические; только *Lucicutia flavicornis* (Claus, 1863) – типичный интерзональный вид (табл. 2).

В группу случайных таксонов вошли 158 видов веслоногих ракообразных (табл. 2). 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 1 % (например, *Calanus finmarchicus*, *Gaetanus tenuispinus* (G. O. Sars, 1900), *Euchaeta paraconcinna*).

Таким образом, сравнение полученных результатов (табл. 2, 3) с результатами исследований, проведенных здесь ранее (Грузов и др., 1996), свидетельствует о том, что состав групп 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 стабильность распределения фауны.

Заключение

Мезозоопланктон побережья Марокко населен типичными для экосистемы Канарского течения меро- и голопланктонными организмами, относящимися к 23 крупным таксонам. Среди ветвистоусых ракообразных идентифицированы 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 находятся 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 имеют наименьшее количество видов, но именно неритические широкотропические виды создавали фаунистический фон района вместе с щетинкочелюстными, аппендикуляриями, десятиногими и эвфаузиевыми ракообразными, личинками рыб и брюхоногими моллюсками.

Список литературы

1. Андронов В.Н. (1977) *Paracalanus tropicus* sp.n. (Copepoda, Paracalanidae) из Юго-Восточной Атлантики. Зоологический журнал 56 (1):154-156.

2. Баканов А.И. (2005) Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. В: Розенберг Г.С. (ред.) Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНИЦ РАН, с. 37-67.
3. Беклемишев К.В. (1969) Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 291 с.
4. Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Семина Г.И. (1973) Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения. В: Бонитет Мирового океана. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, Т. 84 (4). М.: ВНИРО, с. 7-32.
5. Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина Г.И. (1977) Пелагиаль. В: Виноградов М.Е. (ред.) Биология океана. Т. 1: Биологическая структура океана. М.: Наука, с. 219–261.
6. Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н. (2002) Центрально-Восточная Атлантика. В: Яковлев В.Н. (ред.) Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. Калининград: АтлантНИРО, с. 146-195.
7. Виноградов М.Е. (1968) Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.
8. Владимирская Е.В. (1973) Качественный состав зоопланктона в северо-западной части Атлантического океана. В: Бонитет Мирового океана. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, Т. 84 (4). М.: ВНИРО, с. 63-80.
9. Гейнрих А.К. (1993) Сравнительная экология планктонных океанических сообществ. М.: Наука, 160 с.
10. Глушко О.Г., Лидванов В.В. (2012) Состав и структура зоопланктона прибрежных вод Мавритании в зимний период. Журнал Сибирского федерального университета 5 (2):136-150.
11. Гордеева К.Т., Шмелева А.А. (1971) Зоопланктон тропической Атлантики. В: Грезе В.Н. (ред.) Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. Киев: Наукова думка, с. 162–214.
12. Грезе В.Н. (1971) Основные этапы биологического изучения пелагиали тропической Атлантики. В: Грезе В.Н. (ред.) Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. Киев: Наукова думка, с. 10-16.
13. Грузов Л.Н., Жигалова Н.Н., Месфуи А. (1996) Оценка сезонной динамики состояния планктонных сообществ в атлантических водах Марокко в 1994 году. В: Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 1994–1995 годах. Т. 1. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, с. 107-133.
14. Доманевский Л.Н. (1998) Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики. Калининград: АтлантНИРО, 196 с.
15. Духова Л.А. (2010) Гидрохимическая структура и формирование биологической продуктивности вод в районе Канарского апвеллинга: автореф. дис. ... канд. географ. наук. Калининград, 22 с.
16. Жигалова Н.Н. (2002) Межгодовая изменчивость зоопланктона у побережья Мавритании в летний период 1998-2000 годов. В: 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, с. 85-94.

17. Канаева И.П. (1962) Первые итоги советских планктологических исследований по программе МГГ-МГС в Атлантическом океане. Исследования по программе Международного геофизического года. В: Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, Т. 46. М.: ВНИРО, с. 201–214.
18. Каредин Е.П. (1982) Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона. Владивосток: ТИНРО, 29 с.
19. Кашкина А.А. (1974) Зоогеографическая характеристика и типы ареалов сальп (Tunicata, Sapidae) Атлантического океана. Зоологический журнал 53 (12): 1807-1816.
20. Киселев И.А. (1969) Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука. 658 с.
21. Кудерский С.К., Баркова Н.А., Галактионова А.И. и др. (2000) Влияние факторов внешней среды на воспроизводство и распределение пелагических рыб в неритической зоне у Северо-Западной Африки. В: Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 1998-1999 годах. Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград: АтлантНИРО, с. 7-15.
22. Кукуев Е.И. (1984) Ихтиофауна талассобатиальных районов Северной Атлантики (состав и зоогеографический анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 25 с.
23. Кукуев Е.И., Карасева Е.И., Фельдман В.Н. (2000) О мезопелагической ихтиофауне борельной зоны северо-восточной Атлантики. Вопр. ихтиологии 40 (3): 391 –396.
24. Кукуев Е.И., Трунов И.А. (2002) К составу ихтиофауны мезо- и батипелагиали зоны течения Ирмингера и сопредельных вод. Вопр. ихтиологии 42 (3): 322-329.
25. Кукуев Е.И., Трунов И.А. (2005) Ихтиофауна мезопелагиали Ньюфаундлендской котловины (СЗА). В: 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, с. 217-231.
26. Лидванов В.В. (2006) Летний зоопланктон прибрежных вод Марокко в современный период. В: Тез. докл. IX Съезд Гидробиологического общества РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН, с. 271.
27. Лидванов В.В., Жигалова Н.Н., Кудерский С.К. (2010) Вертикальное распределение мезозоопланктона в зоне взаимодействия Канарского и Северной ветви Межпассатного течений. Океанология 50 (3): 387-395.
28. Несис К.Н. (1982) Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам). В: Кусакин О.Г. (ред.) Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, с. 114-134.
29. Носков А.С., Виноградов В.И., Романченко А.Н. (1983) Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносорщиком «БОНГО» и их обработке. Калининград: АтлантНИРО, 36 с.
30. Хромов Н.С. (1962) Распределение и динамика планктона и питание сардинеллы в промысловых районах у западных берегов Африки. В: Исследования по программе Международного геофизического года. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, Т. 46. М.: ВНИРО, с. 214-235.
31. Хромов Н.С. (1973) Особенности распределения некоторых массовых видов копепод в зонах соприкосновения с берегами северного субтропического круговорота вод Атлантиче-

- ского океана. В: Бонитет Мирового океана. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, Т. 84 (4). М.: ВНИРО, с. 81-112.
32. Чернышков П.П., Сирота А.М., Тимохин Е.В. (2005) Структура и динамика вод в районах Канарского и Бенгельского апвеллингов и их влияние на популяции пелагических рыб. Калининград: АтлантНИРО, 198 с.
 33. Arístegui J., Barton E.D., Alvarez-Salgado X.A., Santos A.M.P., Figueiras F.G., Kifani S., Hernandez-Leon S., Mason E., Machu E., Demarcq H. (2009) Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. *Progress in Oceanography* 83 (1-4): 33-48.
 34. Bowman T.E. (1971) The Distribution of Calanoid Copepods off the Southeastern United States between Cape Hatteras and Southern Florida. *Smithsonian Contributions to Zoology* 96: 1-58.
 35. Hernandez-Leon S., Gomez M., Aristegui J. (2007) Mesozooplankton in Canary Current System: The coastal-ocean transition zone. *Progress in Oceanography* 74: 397-421.
 36. Hidalgo P., Escribano R., Vergara O. et al. (2010) Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57 (24-26): 2089-2097.
 37. Pierrot-Bults A.C. (1976) Zoogeographic patterns in chaetognaths and some planctonic organisms. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdams* 5: 59-72.
 38. Postel L., Arndt E.A., Brenning U. (1995) Rostock zooplankton studies off West Africa. *Helgolan Marine Research* 49 (1-4): 829-847.
 39. Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. et Desreumaux N. (2005-2012) Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Electronic resource. Mode of access: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>.
 40. Razouls S., Razouls C., De Bovee F. (2000) Biodiversity and biogeography of Antarctic copepods. *Antarctic Science* 12 (3): 343-362.
 41. Rollwagen Bollens G.C., Landry M. R. (2000) Biological response to iron fertilization in the eastern equatorial Pacific (IronEx II). II. Mesozooplankton abundance, biomass, depth distribution and grazing. *Marine Ecology Progress Series* 201: 43-56.
 42. Somoue L., Elkhiahi N., Ramdani M. et al. (2005) Abundance and structure of copepod communities along the Atlantic coast of southern Morocco. *Acta Adriatica* 46 (1): 63-76.
 43. Sherman K., Alexander L.M., Gold B.D. (Eds.) (1993) Large marine ecosystem: Stress, Mitigation and Sustainability. Washington: AAAS Press, 294 p.
 44. Thiriot A. (1978) Zooplankton Communities in the West African Upwelling Area. In: Boje R., Tomzak M. (eds.) *Upwelling Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag, p. 32-61.
 45. Vives, F. (1982) Sur les copépodes de la région CINECA (Parties nord et centrale). *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 180: 289-296.

Mesozooplankton Taxonomic Composition of the Canaries Current Ecosystem (Coast of Morocco)

Viacheslav V. Lidvanov*, **Efim I. Kukuev**,
Sergey K. Kuderskiy and **Oksana G. Grabko**
*Atlantic Scientific Research Institute of Marine Fisheries
and Oceanography (AtlantNIRO)*
5 Dmitry Donskoy Str., Kaliningrad, 236022 Russia

On the basis of the long-term sampling in the pelagic zone of the Moroccan coast of the Canaries Current ecosystem the faunistic analysis of mesozooplankton (with special reference to Copepoda) was carried out. The taxonomic composition, frequency of individual taxa occurrence as well as biotopical, bathymetrical and zoogeographical structures of the Copepoda fauna were assessed. Two Copepoda species absent in the other faunistic lists have been found – south-central Euchaeta paraconcinna and widely-tropical Paracalanus tropicus. Oceanic widely-tropical surface and interzonal species prevailed in the fauna. However, widely-tropical neritic species formed the basis of the constant species group (frequency of occurrence more than 50 %) and created the faunistic background of the area. The composition of the constant, secondary and accidental groups is rather conservative in terms of taxa frequency of occurrence. The occurrence frequency of the main Copepoda species corresponded extensively to their occurrence in the coastal areas of the entire North Atlantic subtropical circulation.

Keywords: mesozooplankton taxonomic composition, the Canaries Current ecosystem, frequency of occurrence, biotopical, bathymetrical and zoogeographical structures.
