

DOI 10.17516/1997-1389-0402

EDN HFHULN

УДК 591.524.12

## Mesozooplankton of the Coastal Waters of Senegal and Guinea-Bissau

Vjacheslav V. Lidvanov\*,

Vladimir V. Shnar, Tamara G. Korolkova

*The Atlantic branch of Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and Oceanography (VNIRO) (“AtlantNIRO”)  
Kaliningrad, Russian Federation*

Received 11.10.2021, received in revised form 16.04.2022, accepted 08.07.2022

**Abstract.** In winter 2012–13, a total of 50 mesozooplankton samples were collected along the Senegal–Guinea-Bissau region. The water area under study was populated with mero- and holoplanktonic organisms typical of the Canary Current ecosystem, belonging to 23 high range taxa. Three species of Cladocera and 158 species of Copepoda were identified. The fauna of Copepoda mainly consisted of epipelagic oceanic widely tropical species, but nerito-oceanic widely tropical species were the most common. The values of abundance and wet biomass (12,9 thous. ind./m<sup>3</sup> и 790 mg/m<sup>3</sup>) corresponded to the main seasonal maximum of the mesozooplankton abundance, which accounted for the period of research. *Paracalanus indicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera*, nauplii of Eucalanidae, Bivalvia larvae, Ostracoda constituted the basis of abundance. The following species mostly contributed to biomass: *Penilia avirostris*, Bivalvia larvae, Ostracoda, *P. indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*. Spot areas of intensive development of mesozooplankton (abundance and biomass exceeded 20 thous. ind./m<sup>3</sup> and 1 g/m<sup>3</sup>) were registered in the northern and southern parts of the research area. They developed independently in three ways: under the influence of the Senegal-Mauritanian front, coastal upwelling and continental freshwater runoff. Four communities were identified and described: neritic, distant-neritic, the community of the Senegal-Mauritanian front and the community of the lower salinity waters modified by freshwater runoff.

**Keywords:** Canary Current Large Marine Ecosystem, zooplankton, structure, distribution, Senegal, Guinea-Bissau.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: slavalidvanov@mail.ru

ORCID: 0000-0002-5014-4606 (Lidvanov V.)



## Мезозoopланктон прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау

**В. В. Лидванов, В. Н. Шнар, Т. Г. Королькова**  
*Атлантический филиал федерального государственного  
бюджетного научного учреждения  
«Всероссийский научно-исследовательский  
институт рыбного хозяйства и океанографии»  
Российская Федерация, Калининград*

**Аннотация.** У побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау собрано 50 проб мезозoopланктона на съемке, выполненной зимой 2012/13 г. Обнаружены типичные для экосистемы Канарского апвеллинга меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к 23 крупным таксонам. Среди Cladocera идентифицированы 3 вида, среди Copepoda – 158 видов. Фауна Copepoda была представлена преимущественно океаническими поверхностными широкотропическими видами, но нерито-океанические широкотропические виды имели наибольшую встречаемость. Численность и биомасса (12,9 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 790 мг/м<sup>3</sup>) соответствовали основному сезонному максимуму обилия, который пришелся на период исследований. Основу численности формировали *Paracalanus indicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera*, науплии представителей сем. Eucalanidae, а также Ostracoda и личинки Bivalvia. Основу биомассы создавали *Penilia avirostris*, а также личинки Bivalvia, Ostracoda, *P. indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*. Очаги интенсивного развития зоопланктона (численность и биомасса превышали 20 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1 г/м<sup>3</sup>) зафиксированы на севере и на юге района, они развивались независимо тремя путями: под влиянием Сенегало-Мавританского фронта (СМФ), прибрежного апвеллинга и материкового стока. Выделено и описано четыре сообщества: сообщество вод СМФ, неритическое и дальненеритическое сообщества, а также сообщество вод, модифицированных материковым стоком.

**Ключевые слова:** экосистема Канарского апвеллинга, зоопланктон, структура, распределение, Сенегал, Гвинея-Бисау.

Цитирование: Лидванов В. В. Мезозoopланктон прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау / В. В. Лидванов, В. Н. Шнар, Т. Г. Королькова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 529–551. DOI: 10.17516/1997-1389-0402

### Введение

Прибрежье Сенегала и Гвинеи-Бисау – это южная часть экосистемы Канарского апвеллинга и перспективный район международного

рыболовства (Aristegui et al., 2009; Глубоковский и др., 2013). Основным источником его вод служит относительно теплая и насыщенная биогенными элементами Южная атлантическая

центральная водная масса (ЮАЦВ), приносимая с юга северной ветвью Межпассатного противотечения. Только в холодный гидрологический сезон влияние на гидрологическую структуру района оказывает Северная атлантическая центральная водная масса (САЦВ), приносимая с севера Канарским течением. САЦВ распространяется в поверхностном слое до глубины 50 м, а ее взаимодействие с ЮАЦВ приводит к формированию так называемого Сенегало-Мавританского фронта (СМФ). Прибрежный апвеллинг и СМФ рассматриваются как важнейшие океанографические явления, обеспечивающие обогащение эуфотического слоя биогенными элементами и в целом обуславливающие гидрологические и экологические особенности всей высокопродуктивной экосистемы Канарского апвеллинга (Берников и др., 2002; Lidvanov et al., 2010).

Первые целенаправленные исследования зоопланктона юга Канарского апвеллинга были начаты в 1957–1959 гг. в период реализации ряда международных программ (Канаева, 1965; Грезе, 1971). В них активное участие принимали советские океанологи и гидробиологи. Позднее были проведены несколько исследований, в которых ведущую роль сыграли морские биологи из Франции (Андумская морская станция, Марсель) и Сенегала (Центр океанографических исследований, Дакар-Тиарой) (Diouf, 1991; Berrahe et al., 2015). Выполненные в 1970–1980-х гг. работы, проведенные на ограниченных по площади акваториях, позволили сформировать представление о видовом составе, численности и биомассе зоопланктона в разные гидрологические сезоны. Однако до сих пор остаются открытыми важные в теоретическом и практическом плане экологические вопросы, касающиеся структуры фауны, особенностей распределения зоопланктона и его ценотической организации.

В феврале 2011 г. между Российской Федерацией и Республикой Сенегал, а также в апреле 2011 г. между Российской Федерацией и Республикой Гвинея-Бисау были заключены межправительственные Соглашения о сотрудничестве в области рыболовства. В соответствии с ними зимой 2012/13 гг. Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО» провел комплексные работы в исключительных экономических зонах Сенегала и Гвинеи-Бисау. Их цель заключалась в анализе различных компонентов пелагической экосистемы, в том числе и зоопланктона.

Цель представленной работы – на основе материалов съемки, выполненной зимой 2012/13 гг., оценить состояние зоопланктона южной части экосистемы Канарского апвеллинга, в том числе состав и структуру фауны, особенности горизонтального распределения, ценотическую организацию и структуру сообществ во взаимосвязи с гидрологическими условиями.

### **Материал и методика**

Материалом для исследования послужили 50 проб мезозoopланктона, собранных в ходе комплексной съемки, выполненной в 59 рейсе СТМ-1704 «АТЛАНТИДА» в водах исключительных экономических зон Сенегала (16.12.-27.12.2012) и Гвинеи-Бисау (02.01.-10.01.2013). Зоопланктонные станции на полигоне съемки располагались над глубинами 17–700 м на разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На каждом разрезе выполнено 1–3 станции таким образом, чтобы обеспечить регулярный и равномерный охват акватории исследований.

Гидрологические работы проведены на 77 станциях с использованием бортового комплекса фирмы Sea Bird Electronics. Они включали определение температуры и солености морской воды по профилю зондирова-

ния от поверхности до дна. На стандартных горизонтах определено содержание минерального фосфора методом Морфи-Райли (Сапожников и др., 2003).

Положение гидрологических и зоопланктонных станций представлено на рис. 1 и 3 соответственно.

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

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике (Каредин, 1982) с использованием следующих основных определителей (Шувалов, 1980; Сажина, 1985; Rose, 1933; Atlas del zooplankton..., 1981; Andronov, 2002). Синонимию верифицировали по ITIS ([www.itis.gov](http://www.itis.gov)). Расчет численности и сырой биомассы отдельных таксонов (экз./м<sup>3</sup> и мг/м<sup>3</sup>) на каждой станции в слое сбора выполнен в FoxPro 6.0 с использованием оригинальной программы (Лидванов и др., 2005).

При оценке трофической структуры зоопланктона учтена относительная численность следующих трофических групп: фильтраторов (тонких и грубых), организмов со смешанным типом питания и хватателей (мелких и крупных) (Самышев и др., 1986; Пастернак, 2009). Биотопическая структура оценена по соотношению численности трех экологических групп Soropoda – неритической, нерито-океанической и океанической (Беклемишев, 1969; Vives, 1982). По особенностям батиметрического распределения Soropoda разделены на поверхностные и интэрзональные (Виноградов, 1968; Vives, 1982).

Биогеографическая структура фауны оценена по соотношению количества видов Soropoda с разными типами видовых ареалов (Беклемишев, 1969; Лидванов и др., 2013).

Данные пространственного распределения некоторых видов Soropoda получены с привлечением материалов, собранных в аналогичный гидрологический сезон в северных частях района Канарского апвеллинга – в водах Мавритании (28.11.-09.12.2012 г.) и Марокко (19.11.-25.12.2013 г.).

Для оценки значимости каждого таксона в фауне применен показатель частоты встречаемости (Баканов, 2005). При характеристике частоты встречаемости таксоны разделены на три группы: с частотой встречаемости  $\geq 50$  %, с частотой встречаемости 25–50 % и с частотой встречаемости менее 25 %.

Статистическая обработка материала проведена общепринятыми методами в пакетах программ Office Excel и PRIMER® 6 (Clarke, Warwick, 2001). Сообщества зоопланктона выделены методом кластерного анализа стандартизированных и трансформированных (взятием корня квадратного) данных численности таксонов по коэффициенту сходства Брея-Кертиса. Рассчитаны средние величины и ошибки средних, индексы разнообразия Шеннона ( $\log_2$ ) и выравнивания Пиелу по данным численности таксонов, достоверность различий видовой структуры сообществ (ANOSIM-анализ, PRIMER®6).

## Результаты

### *Гидрологические условия*

Зимой 2012/13 гг. сформировались типичные для сезона гидрологические условия, которые определялись взаимодействием САЦВ, ЮАЦВ, вод прибрежного апвеллинга и вод материкового стока.

На акватории севернее п-ва Зеленый Мыс доминировала более холодная (20,4–21,8 °С)

и соленая (35,6–35,8 ‰) САЦВ, приносимая с севера Канарским течением (рис. 1). Она распространялась только в поверхностном слое до глубины 30–50 м. Ниже ее располагалась ЮАЦВ, которая простиралась далеко на север. На акватории южнее п-ва Зеленый Мыс весь исследованный столб воды преимущественно занимала более теплая и менее соленая ( $T=24,2-27,6$  °C, 34,6–35,2 ‰) ЮАЦВ, приносимая с юга северной ветвью Межпассатного течения. В зоне взаимодействия САЦВ и ЮАЦВ формировался фронтальный раздел – СМФ. Он выделялся севернее м. Альмади (около 15° с.ш.) по резко выраженному градиенту температуры и солености ( $T=22-24$  °C,  $S=34,8-35,6$  ‰) и располагался в поверхностном слое 0–30, 0–50 м.

В районе исследований выявлено два очага прибрежного апвеллинга. Интенсивный подъем вод наблюдался вдоль побережья к северу от п-ва Зеленый Мыс между 15°10'–16°00' с.ш. (рис. 1). Здесь зафиксирована наиболее низкая температура (18,6–19,8 °C) и высокое содержание биогенных элементов (концентрация фосфатов 0,6–0,9 мкг-ат/л). Второй слабо выраженный очаг подъема вод отмечен южнее п-ва Зеленый Мыс между 14°00'–14°30' с.ш., где также зафиксирована пониженная температура (21–22,5 °C) и повышенная концентрация фосфатов (около 0,3 мкг-ат/л).

На юге района исследований гидрологический режим складывался и под воздействием стока более или менее крупных рек. Здесь образовывались менее плотные, насыщенные фосфатами (около 0,3–0,4 мкг-ат/л), распресненные (33,3–33,9 ‰) воды, которые распространялись в поверхностном слое от побережья до периферии шельфа или, как на границе Сенегала и Гвинеи-Бисау, далеко мористее.

Геострофическая циркуляция вод отличалась сложной динамической структурой, обусловленной чередованием вихрей и меан-

дров разного знака, формирующих потоки, направленные к берегу или от берега (рис. 1г). В частности, севернее п-ова Зеленый Мыс в очаге интенсивного апвеллинга обособлялся антициклонический круговорот, а южнее п-ова Зеленый Мыс в очаге слабовыраженного апвеллинга (14°00'–14°30' с.ш.) – циклонический круговорот. Вдоль побережья Гвинеи-Бисау на мелководье в зоне распреснения активно формировалась система сменяющих друг друга циклонических и антициклонических циркуляционных ячеек.

#### Фаунистический состав

Зимой 2012/13 гг. в пелагиали района исследований идентифицированы организмы, относящиеся к следующим крупным таксонам: преимущественно меропланктон – Polychaeta, Cirripedia, Stomatopoda, Cumacea, Amphipoda, Echinodermata, Cephalochordata, Isopoda, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda), Cephalopoda; преимущественно голопланктон – Copepoda, Cladocera, Ostracoda, Mysida, Euphausiacea, Decapoda, Chaetognatha, Siphonophorae, Tunicata (Appendicularia, Doliolida, Salpida), икринки и личинки рыб (табл. 1).

Среди ветвистоусых ракообразных выявлено три вида: *Penilia avirostris*, *Evadne spinifera* и *Pseudevadne tergestina*. Среди веслоногих ракообразных идентифицировано 158 видов, а также представители четырех родов (*Sapphirina* spp., *Amalothrix* spp., *Euaetideus* spp. и *Gaetanus* spp.), которых не удалось определить до вида.

Среди представителей крупных таксонов (за исключением Copepoda и Cladocera) повсеместно были распространены щетинкочелюстные (табл. 1). Меньшую встречаемость имели десятиногие ракообразные (особенно широко были распространены представители сем. Luciferidae), личинки и икринки рыб,

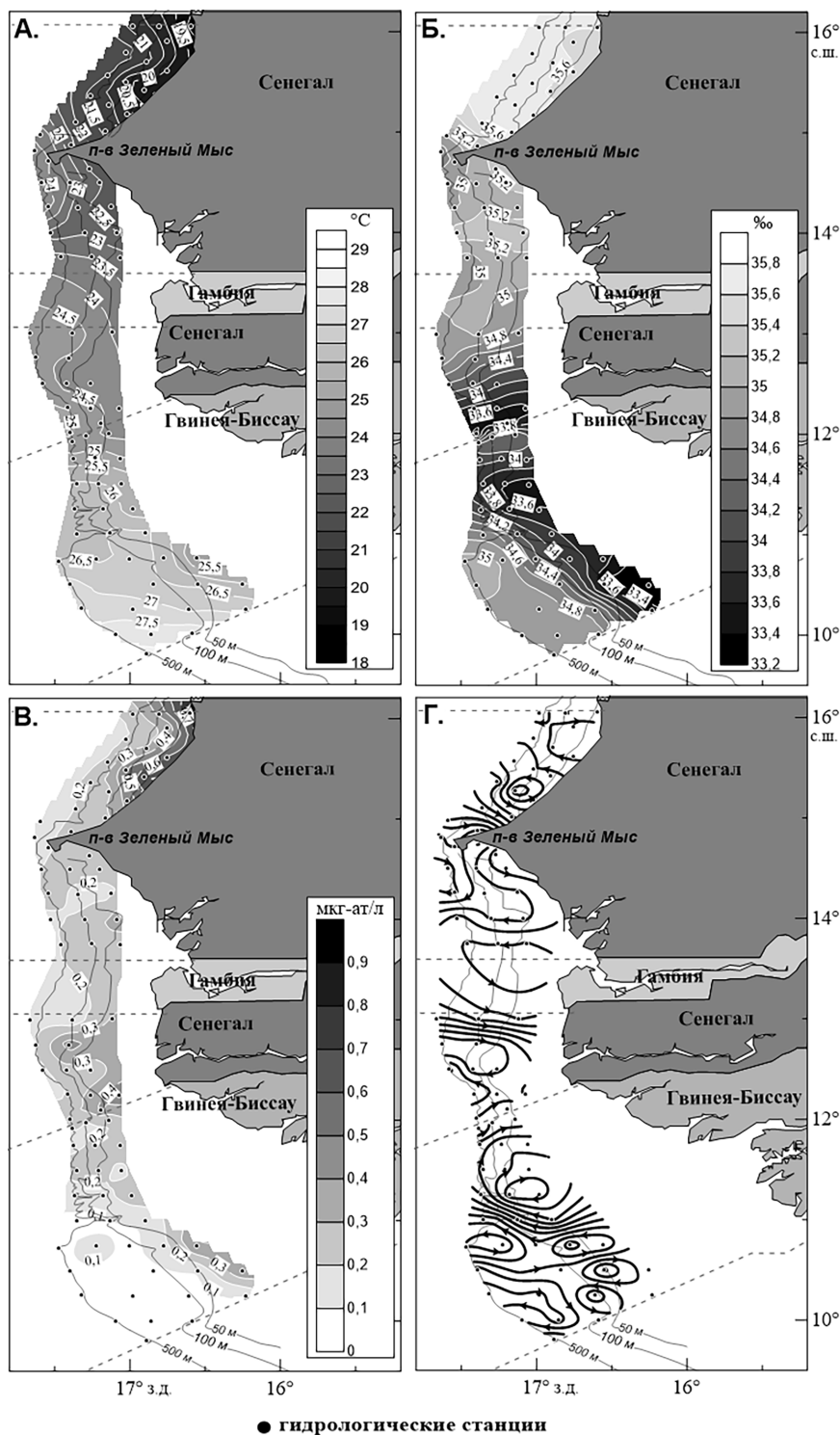


Рис. 1. Распределение температуры, °С (А), солёности, ‰ (Б), фосфатов, мкг-ат/л (В), а также направление течения (Г) на горизонте 0 м прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Биссау зимой 2012/13 г.

Fig. 1. Temperature, °С (А), salinity, ‰ (Б), phosphates, мкг-ат/л (В) distributions at 0 m horizon, as well of velocity and flow direction (Г) at 0 m horizon in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

Таблица 1. Таксоны мезозoopланктона с частотой встречаемости более 25 % в прибрежных водах Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 1. Mesozooplankton taxa with an occurrence frequency of more than 25 % in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13.

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Частота встречаемости, %
	биотопическая	батиметрическая		
1	2	3	4	5
Частота встречаемости $\geq 50$ %				
Chaetognatha				100
<i>Oithona plumifera</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	100
<i>Paracalanus indicus</i>	Н.	П.	ШТ.	98
<i>Temora stylifera</i>	Н.	П.	ШТ.	94
Decapoda (личинки)				94
Pisces (личинки и икринки)				94
Ostracoda				94
<i>Oncaea media</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	90
<i>Subeucalanus pileatus</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	86
Luciferidae (Decapoda)				86
Appendicularia				84
<i>Euchaeta marina</i>	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	82
Polychaeta (личинки)				82
<i>Clausocalanus furcatus</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	80
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	Н.	П.	ШТ.	78
<i>Nannocalanus minor</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	78
<i>Farranula gracilis</i>	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	76
<i>Subeucalanus monachus</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	74
<i>Oithona similis</i>	Н-О.	Инт.	Косм.	70
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	О.	Инт.	ШТ.	70
<i>Temora turbinata</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	68
<i>Clausocalanus jobei</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	68
Amphipoda				66
<i>Centropages furcatus</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в н.з.	66
<i>Acartia danae</i>	О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	62
Gastropoda (личинки)				60
Bivalvia (личинки)				60
<i>Oncaea curta</i>	Н.	П.	ШТ.	58
<i>Oncaea mediterranea</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	58
<i>Penilia avirostris</i>				56
<i>Calocalanus contractus</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	56
Euphausiacea				54
<i>Acrocalanus longicornis</i>	О.	П.	ШТ.	54
<i>Pseudeuadne tergestina</i>				52
<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	50

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

1	2	3	4	5
Частота встречаемости 25–50 %				
Siphonophorae				48
<i>Paracalanus tropicus</i>	О.	П.	ШТ.	48
<i>Oncaea venella</i>	О.	П.	ШТ.	48
<i>Centropages chierchiae</i>	Н-О.	П.	ШТ.	46
<i>Ctenocalanus vanus</i>	Н-О.	П.	ШТ.	46
<i>Euterpina acutifrons</i>	Н.	П.	ШТ.	46
<i>Sapphirina spp.</i>				46
<i>Oithona brevicornis</i>	Н-О.	П.	ШТ.	44
<i>Scolecithrix danae</i>	О.	Инт.	ШТ.	42
<i>Corycaeus speciosus</i>	О.	Инт.	ШТ, вынос в б.з.	42
<i>Acrocalanus gracilis</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	40
<i>Undinula vulgaris</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	40
<i>Paraeuchaeta hebes</i>	О.	П.	ШТ.	34
<i>Lucicutia flavicornis</i>	О.	Инт.	ШТ.	34
<i>Calocalanus pavo</i>	О.	П.	ШТ.	34
<i>Lubbockia squallimana</i>	О.	Инт.	ШТ.	32
<i>Candacia curta</i>	О.	Инт.	ШТ.	30
<i>Oithona nana</i>	Н.	П.	ШТ.	30
<i>Scolecitricella minor</i>	О.	Инт.	Косм.	30
Doliolidae				30
<i>Oncaea conifera</i>	О.	Инт.	Косм.	28
<i>Oncaea venusta</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	28
<i>Corycaeus brehmi</i>	Н-О.	П.	ШТ.	28
<i>Eucalanus subtenuis</i>	О.	Инт.	ШТ.	28
<i>Calocalanus styliremis</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	26
<i>Macrosetella gracilis</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	26

Примечание. Для видов Сорерода даны их экологические характеристики, заимствованные из работы (Лидванов и др., 2013): Н. – неритический, Н-О. – нерито-океанический, О. – океанический, П. – поверхностный, Инт. – интерзональный, ШТ. – широкоэкваториальный (биотопом служит САЦВ и ЮАЦВ), ЮЦ. – южноцентральный (биотопом служит ЮАЦВ); высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.).

ракушковые ракообразные, аппендикулярии, личинки полихет; на 50–70 % исследованной акватории встречены амфиподы, личинки брюхоногих и двустворчатых моллюсков, эуфаузииды. Сифонофоры и долиолиды отмечены на 30–50 % акватории. Остальные 9 таксонов встречались еще реже.

Среди ветвистоусых ракообразных *Penilia avirostris* и *Pseudevadne tergestina*

были встречены более чем на половине исследованной акватории (табл. 1), а *Evadne spinifera* имела существенно меньшее значение в фауне района (встречаемость 8 %).

Из 158 видов Сорерода только 22 вида распространялись более чем на половине исследованной акватории (табл. 1). Основу этой группы создавали поверхностные (55 %), нерито-океанические (55 %), широкоэкваториальные



ские (82 %) виды. Среди них три представителя имеют южноцентральный видовой ареал и биотопически связаны с ЮАЦВ: *Temora turbinata*, *Subeucalanus pileatus* и, вероятно, *Calanoides carinatus* (рис. 2). В группу таксонов, встречающихся на 25–50 % исследованной акватории, вошло 23 вида Copepoda, а также представители рода *Sapphirina* (табл. 1). Большая их часть – это океанические (61 %), поверхностные (65 %), широкотропические (83 %) виды. Среди них два вида (*Acrocalanus gracilis*, *Undinula vulgaris*) имеют южноцентральный видовой ареал (рис. 2). И, наконец, группа таксонов с частотой встречаемости менее 25 % была представлена 113 видами веслоногих ракообразных, из которых подавляющее большинство – это океанические (85 %), поверхностные (63 %), широкотропические (75 %) виды. В состав этой группы вошел один типичный североцентральный вид *Calanus helgolandicus*, биотопически связанный с САЦВ. Он обнаружен между п-вом Зеленый Мыс и м. Кап-Блан в водах СМФ над глубинами более 300 м, а севернее м. Кап-

Блан широко распространялся как на шельфе, так и мористее (рис. 2).

#### Численность

#### и биомасса мезозoopлankтона

Средние значения численности и биомассы составили  $12,9 \pm 1,9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $790 \pm 140$  мг/м<sup>3</sup>. Основу численности создавали Copepoda и, прежде всего, неритический вид *Paracalanus indicus*, а также нерито-океанические виды *Oncaea media* и *Oithona plumifera*; высокой была относительная численность науплиальных стадий развития представителей сем. Eucalanidae (*Pareucalanus attenuatus* и *Subeucalanus* spp.) (табл. 2). Кроме них важную роль играли личинки Bivalvia, Ostracoda и ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris*. Основу биомассы формировали главным образом Cladocera (*Penilia avirostris*), Copepoda (*Paracalanus indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*), а также щетинкочелюстные, Ostracoda и Bivalvia.

Пространственное распределение зоопланктона было неравномерным: показатели

Таблица 2. Относительные численность и биомасса таксонов мезозoopлankтона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 2. Relative abundance and biomass of mesozooplankton taxa in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13.

Численность, %		Биомасса, %	
<i>Paracalanus indicus</i>	17	<i>Penilia avirostris</i>	16
Bivalvia (личинки)	10	Chaetognatha	10
Nauplia Eucalanidae	7	Ostracoda	10
<i>Oncaea media</i>	5	<i>Paracalanus indicus</i>	8
Ostracoda	5	<i>Calanoides carinatus</i>	6
<i>Penilia avirostris</i>	5	Bivalvia (личинки)	5
<i>Oithona plumifera</i>	5	<i>Temora stylifera</i>	5
<i>Temora turbinata</i>	4	Nauplia Eucalanidae	4
<i>Temora stylifera</i>	3	Luciferidae (Decapoda)	3
<i>Calanoides carinatus</i>	3	<i>Temora turbinata</i>	3
Прочие	36	Прочие	30

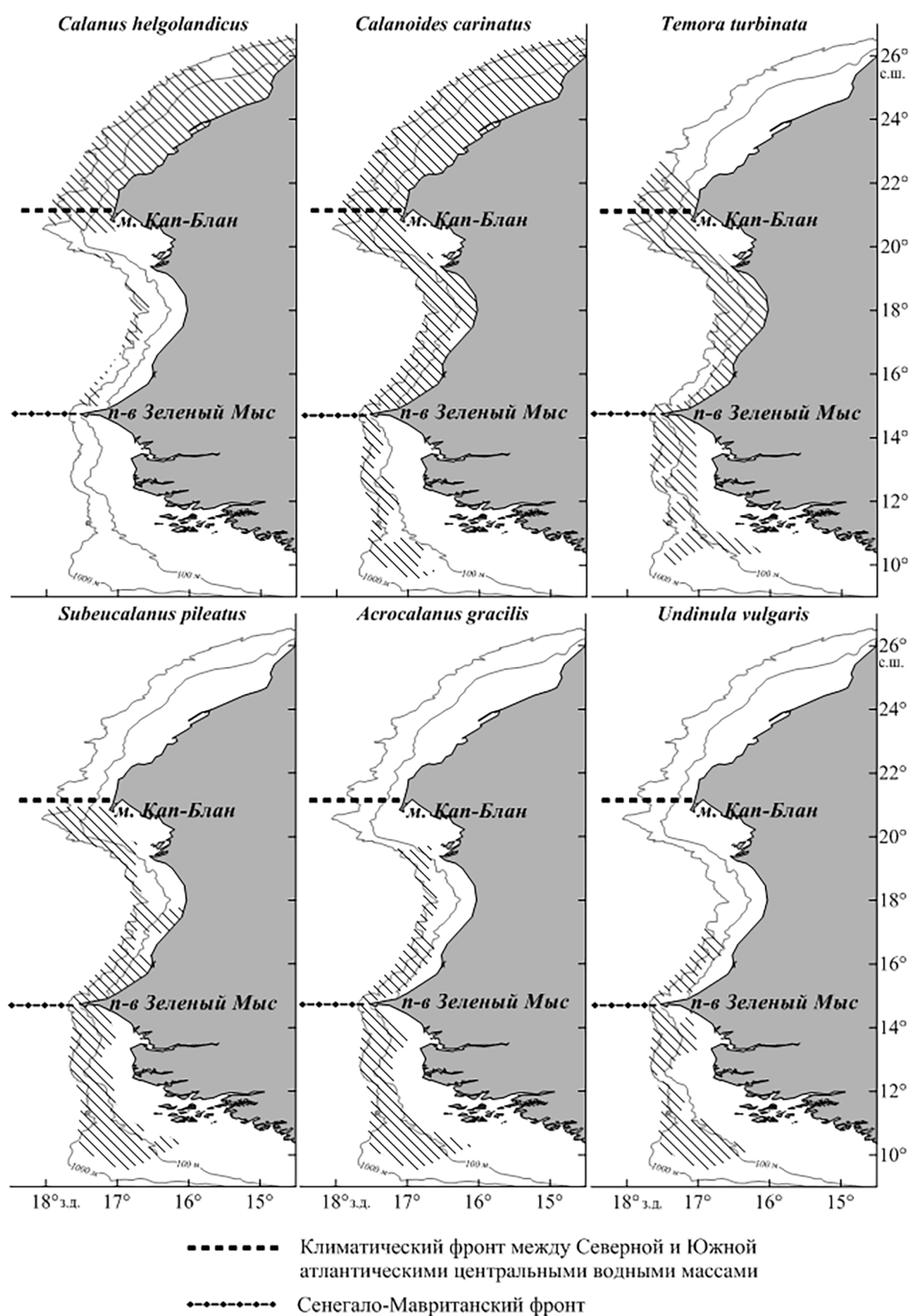


Рис 2. Пространственное распределение некоторых видов Соперода в экосистеме Канарского апвеллинга в переходный гидрологический сезон (привлечены материалы, собранные в водах Мавритании (28.11.-09.12.2012 г.) и Марокко (19.11.-25.12.2013 г.)).

Fig. 2. Spatial distribution of some Copepoda species in the Canary upwelling ecosystem during the transitional hydrological season (materials collected in the waters of Mauritania (November 28-December 9, 2012) and Morocco (November 19-December 25, 2013) are included)

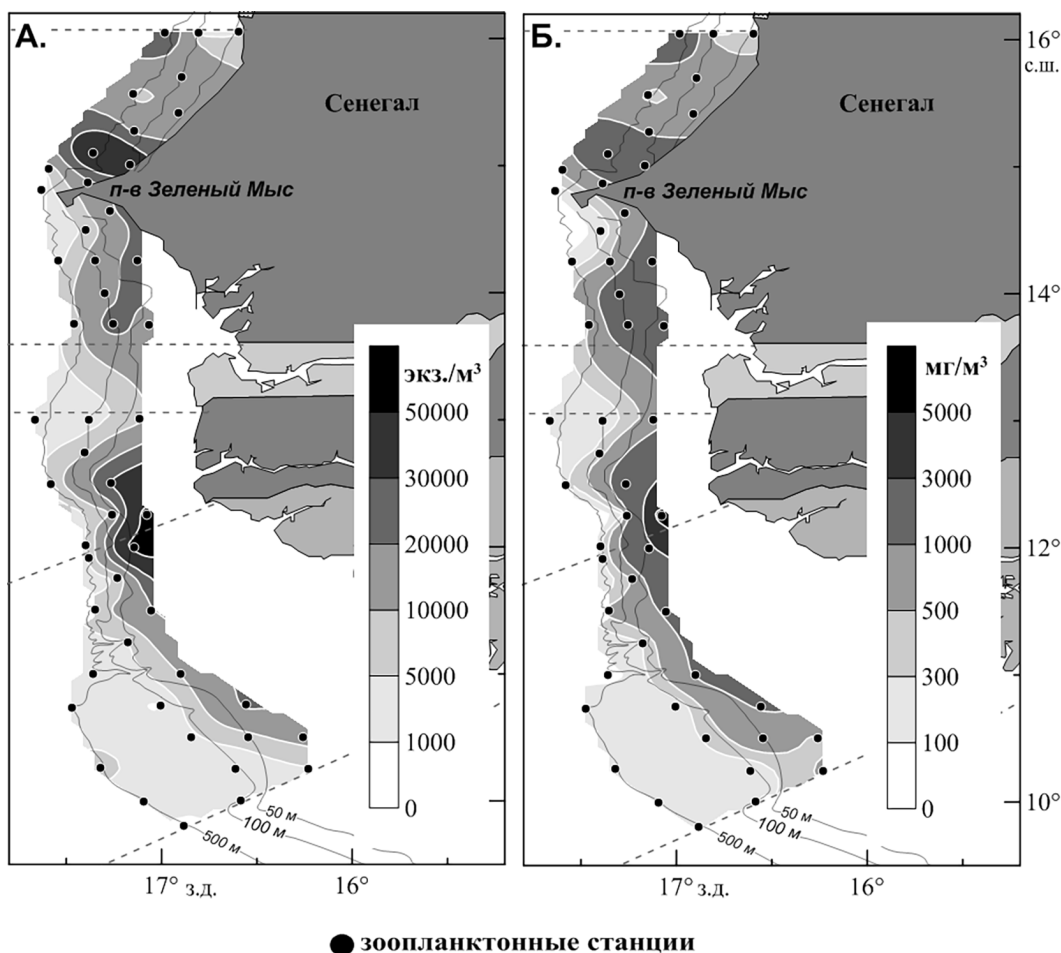


Рис. 3. Пространственное распределение численности (А) и биомассы (Б) мезозoopлankтона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Fig. 3. Spatial distribution of abundance (А) and biomass (Б) of mesozooplankton in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

обилия изменялись в диапазоне от 560 экз./м<sup>3</sup> и 100 мг/м<sup>3</sup> до 59 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 6 г/м<sup>3</sup> (рис. 3). Севернее п-ва Зеленый Мыс выявлено несколько зон интенсивного развития зоопланктона, где значения численности и биомассы превышали 20 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1 г/м<sup>3</sup>. Одна из них располагалась на северном краю полигона (около 16° с.ш.) над глубинами около 400 м. Здесь отмечено высокое обилие *Calanoides carinatus* (в том числе его науплиев), *Paracalanus indicus*, науплиев представителей сем. Eucalanidae, а также *Penilia avirostris*. Вторая зона распространялась как на шельфе, так и мористее (около 15°

с.ш., глубины 30–300 м) и обособлялась благодаря высокому обилию *Paracalanus indicus*, *Calanoides carinatus*, *Centropages chierchiae*, *Evadne spinifera* и науплиев Eucalanidae. Обе зоны находились под влиянием вод СМФ (рис. 1, 3).

В районе интенсивного прибрежного апвеллинга, развивавшегося севернее п-ва Зеленый Мыс между 15°10'-16°00' с.ш., высокого обилия зоопланктона не зафиксировано.

Южнее п-ва Зеленый Мыс также выявлены две зоны интенсивного развития планктона. Первая зона располагалась непо-

средственно за полуостровом (около 14° с.ш.) на шельфе над глубинами до 50 м и биотопически была приурочена к водам апвеллинга (рис. 1, 3). Здесь значения численности и биомассы достигали 26 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1,7 г/м<sup>3</sup> благодаря высокому обилию *Paracalanus indicus*, *Temora turbinata*, *Penilia avirostris* и личинок брюхоногих моллюсков. Вторая зона широко простиралась над глубинами до 30 м вдоль побережья юга Сенегала и всего побережья Гвинеи-Бисау (10°00'-12°30' с.ш.). Она была приурочена к водам шельфа, модифицированным мощным речным стоком. Здесь отмечены наибольшие значения численности и биомассы планктона (58 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 6 г/м<sup>3</sup>) благодаря интенсивному развитию *Penilia*

*avirostris* и личинок двусторчатых моллюсков.

#### Ценотическая организация мезозoopланктона

Результаты многомерного анализа свидетельствуют, что на уровне сходства около 50 % статистически достоверно (результаты ANOSIM-анализа в PRIMER® 6:  $R_0 = 0,773$ ,  $p = 0,1$  %) выделяются четыре кластера I, II, III и IV (рис. 4). Судя по данным SIMPER-анализа в PRIMER® 6, сходство видовой структуры в пределах каждого кластера изменяется от 60 % (кластер I) до 70 % (кластер IV). Различия видовой структуры между кластерами варьируют от 59 до 82 %; наименьшее разли-

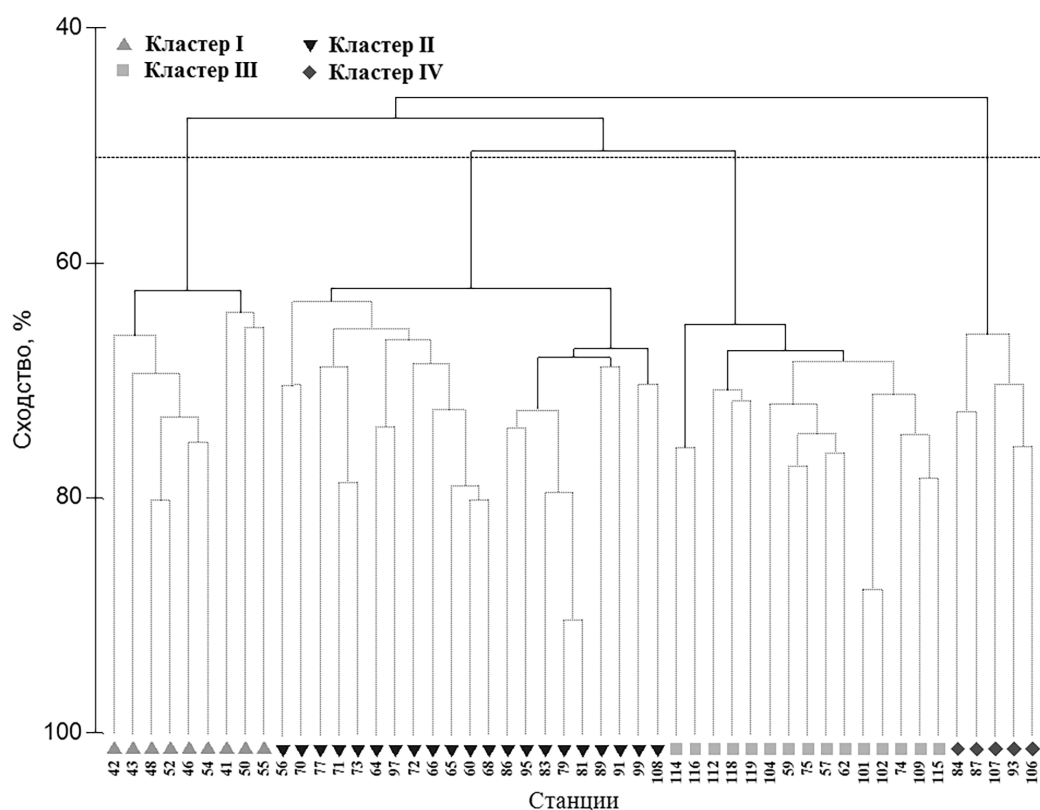


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа стандартизированных и трансформированных данных численности таксонов мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 г.

Fig. 4. Dendrogram of cluster analysis of standardized and transformed data on the abundance of mesozooplankton taxa in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

Таблица 3. Характеристика сообществ мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 3. Characteristics of mesozooplankton communities in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13.

Параметр	Сообщества			
	I	II	III	IV
Численность, экз./м <sup>3</sup>	19420±5180	11960±1740	3170±460	34210±10210
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	970±220	760±120	240±40	2300±1030
Количество видов/таксонов	114	139	151	61
Индекс Шеннона, бит/экз.	3,95±0,12	4,04±0,05	4,35±0,09	2,97±0,32
Индекс выравненности Пиелу	0,73±0,02	0,73±0,01	0,76±0,01	0,60±0,06
Относительная численность, %				
– неритических видов	43	48	19	68
– нерито-океанических видов	33	28	54	17
– океанических видов	24	24	27	15
– тонких фильтраторов	52	32	38	33
– грубых фильтраторов	23	20	9	39
– организмов со смешанным типом питания	6	9	7	17
– мелких хватателей	16	34	40	9
– крупных хватателей	2	4	5	2
– непитающихся	1	1	1	0

чие отмечено между кластерами II и IV, наибольшее – между кластерами III и IV. Полученным кластерам присвоен экологический статус обособленных сообществ зоопланктона (Clarke, Warwick, 2001).

**Сообщество I.** Сообщество характеризовалось относительно высокой численностью и биомассой (табл. 3). Его формировали преимущественно неритические виды; хотя доля нерито-океанических и океанических видов была высокой. В его трофической структуре доминировали преимущественно тонкие фильтраторы и в меньшей степени грубые фильтраторы и мелкие хвататели. В его видовой структуре функцию доминанта выполнял неритический широкоотропический вид *Paracalanus indicus*, а также науплии *Pareucalanus attenuatus* и *Subeucalanus* spp., а функцию субдоминантов – нерито-

океанический южноцентральный вид *Calanoides carinatus*, нерито-океанический широкоотропический вид *Oncaea media* и неритический широкоотропический вид *Temora stylifera* (табл. 4). Индексы Шеннона и Пиелу были относительно высокими (табл. 3).

Сообщество распределялось севернее п-ва Зеленый Мыс на всей исследованной акватории – как на шельфе, так и мористее (рис. 5). Южная граница его пространственного распределения совпадала с южной границей СМФ (рис. 1, 5).

**Сообщество II.** Сообщество также отличалось относительно высокими показателями обилия (табл. 3). Оно было сформировано преимущественно неритическими видами; их относительная численность была немного больше, чем в предыдущем сообществе. Его трофическую структуру

Таблица 4. Относительная численность структурообразующих таксонов сообществ мезозoopлankтона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 4. Relative abundance of structure-forming taxa in mesozooplankton communities in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

Сообщество I		Сообщество II	
<i>Paracalanus indicus</i>	21	<i>Paracalanus indicus</i>	16
Nauplia Eucalanidae	18	<i>Oncaea media</i>	14
<i>Calanoides carinatus</i>	8	<i>Oithona plumifera</i>	9
<i>Oncaea media</i>	5	<i>Temora turbinata</i>	8
<i>Temora stylifera</i>	5	<i>Temora stylifera</i>	5
<i>Centropages chierchiae</i>	4	Ostracoda	4
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	3	<i>Centropages velificatus</i>	4
Прочие	36	Прочие	40
Сообщество III		Сообщество IV	
<i>Oncaea mediterranea</i>	12	Bivalvia (личинки)	33
<i>Clausocalanus furcatus</i>	10	<i>Paracalanus indicus</i>	16
Clausocalanus spp. cop.	8	<i>Penilia avirostris</i>	13
<i>Paracalanus indicus</i>	7	Ostracoda	11
<i>Oithona plumifera</i>	6	<i>Temora turbinata</i>	7
<i>Farranula gracilis</i>	5	<i>Subeucalanus pileatus</i>	6
<i>Nannocalanus minor</i>	4	<i>Corycaeus giesbrechti</i>	4
Прочие	48	Прочие	10

также определяли тонкие и грубые фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре функцию доминантов выполнял не только неритический вид *Paracalanus indicus*, но и нерито-океанический вид *Oncaea media*; а функцию субдоминантов – нерито-океанический южноцентральный вид *Temora turbinata* и нерито-океанический широкотропический вид *Oithona plumifera*, а также неритический широкотропический вид *Temora stylifera* (табл. 4). Индексы Шеннона и Пиелу были относительно высокими (табл. 3).

Сообщество распределялось южнее п-ва Зеленый Мыс вдоль побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау как над шельфом, так и над материковым склоном (рис. 5). Его биотопом служили прибрежные воды, модифицированные либо под влиянием прибрежного подъема

вод на севере, либо под влиянием вод речного стока на юге (рис. 1, 5). В районе Сенегала около 14°00'-14°30' и около 12°30'-13°00' с.ш. сообщество распространялось далеко мористее, чему способствовал вынос прибрежных вод за пределы шельфа. В районе Гвинеи-Бисау оно прижималось к побережью в направлении с севера на юг.

**Сообщество III.** Показатели обилия этого сообщества были более чем в 3 раза ниже по сравнению с предыдущими (табл. 3). В его биотопической структуре доминировали нерито-океанические виды, а в трофической структуре – тонкие фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре в роли доминантов выступали широкотропические океанические и нерито-океанические виды *Oncaea mediterranea* и *Clausocalanus furcatus*, а в роли субдоминантов – широкотропические

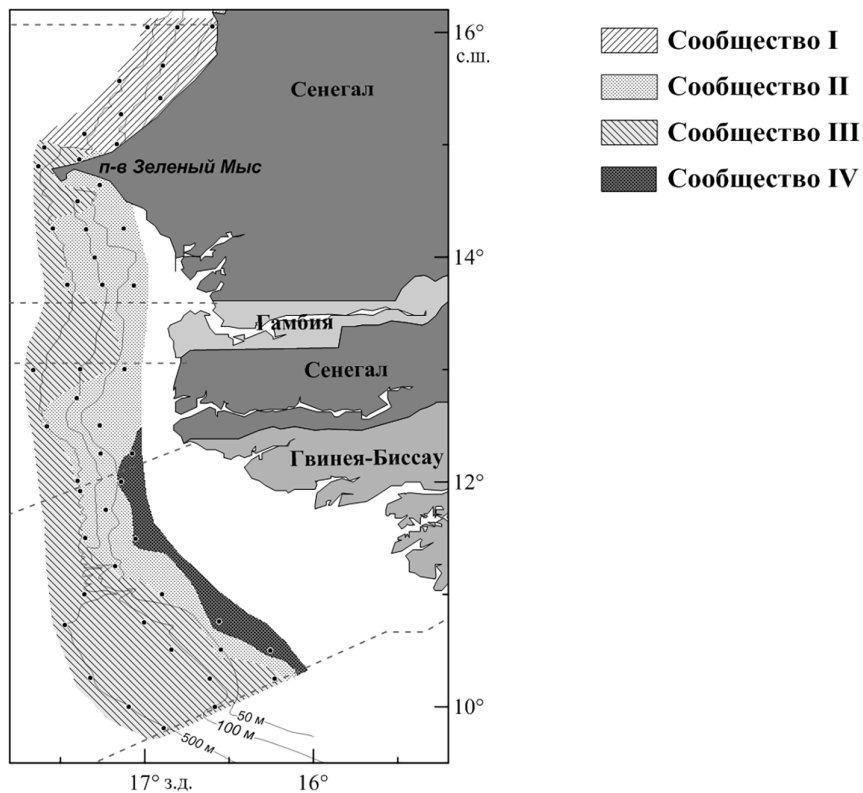


Рис. 5. Пространственное распределение сообществ мезозoopлankтона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Биссау зимой 2012/13 г.

Fig. 5. Spatial distribution of mesozooplankton communities in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

неритические, нерито-океанические и океанические виды *Paracalanus indicus*, *Oithona plumifera* и *Farranula gracilis* соответственно (табл. 4). Индексы Шеннона и Пиелу превышали 4,3 бит/экз. и 0,75 и были максимальными среди всех четырех сообществ (табл. 3).

Сообщество распространялось южнее п-ва Зеленый Мыс преимущественно в океанической части и над материковым склоном (рис. 5). Кроме того, нередко оно широко проникало на шельф вместе с водами океанического происхождения. Очевидно, что это сообщество было ассоциировано с северной ветвью Межпассатного течения и биотопически приурочено к ЮАЦВ (рис. 1, 5).

**Сообщество IV.** Сообщество характеризовалось экстремально высокими пока-

зателями обилия: численность и биомасса превышали 30 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 2 г/м<sup>3</sup> (табл. 3). Оно было сформировано главным образом неритическими видами. В его трофической структуре преобладали преимущественно тонкие и грубые фильтраторы. Видовая структура сообщества была образована относительно небольшим количеством таксонов (табл. 3), и в ней отмечалась высокая степень доминирования представителей только одной группы – личинок двустворчатых моллюсков (табл. 4). Среди доминантов также выступали ракушковые ракообразные и неритические виды веслоногих и ветвистоусых ракообразных (*Paracalanus indicus* и *Penilia avirostris*). Функцию субдоминантов выполняли *Temora turbinata* и *Subeucalanus pileatus*. Индексы

Шеннона и Пиелу были минимальными среди всех четырех сообществ (табл. 3).

Это сообщество распространялось узкой лентой вдоль побережья юга Сенегала и Гвинеи-Бисау и развивалось на шельфе на глубинах менее 35 м, вытесняя сообщество II (рис. 5). Его биотопом служили распресненные и обогащенные биогенными элементами прибрежные воды, наиболее модифицированные материковым стоком (рис. 1, 5).

### Обсуждение

Наши исследования, проведенные в декабре-январе 2012/13 гг., судя по классификации, представленной (Diouf, 1991), пришлись на переходный период между теплым и холодным гидрологическими сезонами, когда отмечается наиболее сложная гидрологическая структура вод. Она обусловлена активизацией Канарского течения, которое, продвигаясь с севера далеко на юг, достигает Сенегала и Гвинеи-Бисау и приносит с собой САЦВ. Вследствие этого на акваторию одновременно начинают оказывать влияние воды северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения, а также развивающийся между ними СМФ, воды прибрежного апвеллинга и пресные воды интенсивного материкового стока. Именно такая структура вод, типичная для переходного гидрологического сезона, наблюдалась в период наших исследований, определяя фаунистический состав и развитие планктона (рис. 1).

Полученный нами фаунистический список сопоставим со списками, приводимыми другими авторами для района Канарского апвеллинга (Гордеева, Шмелева, 1974; Vives, 1982). Все представители крупных таксонов, а также виды ветвистоусых и веслоногих ракообразных типичны для вод Канарского апвеллинга (Гордеева, Шмелева, 1971). Одни из них, судя по литературным данным, игра-

ют важную роль в структуре зоопланктона вод Сенегала и Гвинеи-Бисау в течение всего года, а другие отмечены в определенный гидрологический сезон (Segun, 1966; Diouf, 1991). Так, щетинкочелюстные, аппендикулярии, личинки моллюсков, остракоды, личинки десятиногих ракообразных *Lucifer* spp., ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* обычно встречаются в течение всего года. Зимой 2012/13 гг., судя по нашим данным, эти таксоны участвовали в формировании не только фаунистического фона района (были встречены на половине исследованной акватории), но и составляли основу численности или биомассы (табл. 1, 2).

Среди веслоногих ракообразных в течение всего года авторы отмечают *Subeucalanus pileatus*, *Eucalanus subtenuis*, *Euchaeta marina*, *Scolecithrix danae*, *Temora stylifera*, *Temora turbinata*, *Centropages chierchiae*, *Candacia pachidactyla* и *Candacia curta* (Segun, 1966; Diouf, 1991). Судя по нашим данным, большинство указанных видов – широкоэкваториальные и, встречаясь на более чем 25 % исследованной акватории, также играли важную роль в создании фаунистического фона района зимой 2012/13 гг. (табл. 1), а некоторые из них (*T. turbinata* и *T. stylifera*) участвовали и в создании основы численности и биомассы (табл. 2). Только два вида этой группы (*S. pileatus* и *T. turbinata*) – южноцентральные, биотопически связанные с ЮАЦВ. Их пространственное распределение соответствует распределению этой водной массы в районе исследований (рис. 2).

*Calanoides carinatus*, *Pareucalanus attenuatus*, *Eucalanus crassus*, *Euchirella rostrata*, *Paraeuchaeta hebes* и *Candacia bipinnata* встречаются только в переходный и холодный гидрологический сезоны (Segun, 1966; Diouf, 1991). Два из них (*C. carinatus* и *P. attenuatus*) были широко распространены зи-



мой 2012/13 гг. (табл. 1), а в водах СМФ они участвовали в формировании зон интенсивного развития зоопланктона. Остальные четыре вида из этого списка встречались реже и не играли заметной роли в структуре зоопланктона.

В целом фауна Copepoda побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау имеет ряд особенностей. Во-первых, фаунистический фон здесь формировали нерито-океанические и океанические виды, среди которых заметную роль играли представители сем. Eucalanidae. Это нехарактерно для севера экосистемы Канарского апвеллинга (побережье Марокко), где фаунистический фон формируют главным образом неритические широкоэкваториальные виды (Lidvanov et al., 2018). Во-вторых, в водах побережья Сенегала обнаружен только один случайно встреченный североцентральный вид *Calanus helgolandicus* (рис. 2); тогда как в водах побережья Марокко количество видов с таким типом ареала на порядок больше (Лидванов и др., 2013). С другой стороны, виды с южноэкваториальным ареалом часто встречаются как на севере, так и на юге экосистемы Канарского апвеллинга; хотя в районе Сенегала и Гвинеи-Бисау они играют более существенную роль как в фауне, так и в структуре сообществ (табл. 1, 4; рис. 2).

По-видимому, различия в составе и структуре фауны отдельных районов экосистемы Канарского апвеллинга связаны с различиями в структуре биотопа. Биотоп северных районов экосистемы формируется под подавляющим влиянием САЦВ, что и обуславливает значимое присутствие здесь населяющих эту водную массу североцентральных видов. Южноэкваториальные виды, которые встречаются в водах побережья Марокко, проникают сюда с водами ЮАЦВ как в составе поверхностного Межпассатного течения, так и с Канарским подповерхност-

ным течением (Лидванов и др., 2013). В частности, *Calanoides carinatus* – типичный для побережья Марокко южноцентральный вид (Hernández-León et al., 2007). Считается, что здесь формируется его зависимая нестерильная популяция, распространению которой на север способствует Канарское подповерхностное течение (Postel et al., 1995).

Биотоп побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау сформирован преимущественно ЮАЦВ, что и обуславливает важную роль населяющих эту водную массу южноцентральных видов. Только в переходный и холодный гидрологические сезоны, как описано выше, побережье Сенегала находится под влиянием САЦВ, которая в поверхностных слоях проникает с севера в составе интенсифицированного Канарского течения. Очевидно, что вместе с этой водной массой зимой 2012/13 гг. в район исследований проникло население вод Канарского течения, в том числе и североцентральный вид *Calanus helgolandicus* (рис. 2).

Средние значения показателей обилия зоопланктона, зарегистрированные в районе исследований, сопоставимы с таковыми, полученными здесь ранее (Binet, 1991; Bergaho et al., 2015). Эти значения, превышающие 15 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 900 мг/м<sup>3</sup>, соответствуют основному сезонному максимуму численности и биомассы зоопланктона, который приходится на ноябрь-январь.

В зоопланктоне побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау, судя по представленным результатам, численно доминировал преимущественно один неритический широкоэкваториальный вид *Paracalanus indicus* (табл. 2). Это структурообразующий вид, характерный не только для экосистемы Канарского апвеллинга, но и для других прибрежных апвеллинговых экосистем (Hidalgo et al., 2010; Lidvanov et al., 2018). Основу биомассы формировал

не столько *Paracalanus indicus*, сколько неритический широкотропический вид ветвистоусых ракообразных *Penilia avirostris* (табл. 2). Это вид также широко распространен в районе Канарского апвеллинга и очень часто формирует пятна повышенных концентраций (Хлыстова, Кейта, 1988; Лидванов и др., 2013). Оба этих вида, будучи г-стратегами и тонкими фильтраторами, способны потреблять пищевые объекты размером 1–6 мкм, активно размножаются и быстро занимают акватории с высокой первичной продукцией.

Традиционно в качестве основной причины высокой биологической продуктивности восточных пограничных экосистем рассматривают прибрежный апвеллинг (Берников и др., 2002). В экосистеме Канарского апвеллинга его ведущее значение наглядно продемонстрировано в северных районах (Hernández-León et al., 2007; Arístegui et al., 2009). Но на более или менее ограниченных акваториях не менее важную роль могут приобретать фронтальные зоны и материковый сток (Lidvanov et al., 2010; Грабко и др., 2017). Зимой 2012/13 гг. высокая биологическая продуктивность вод отдельных акваторий побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау, по-видимому, формировалась независимо тремя различными путями. В частности, к северу от п-ва Зеленый Мыс ведущее значение имел СМФ (рис. 1, 3). Ситуации, когда под влиянием этого фронта развивалась высокопродуктивная зона, неоднократно описаны (Гордеева, Шмелева, 1971; Lidvanov et al., 2010). Очевидно, что активные динамические процессы, протекающие в смешанных водах СМФ, создают благоприятные условия для размножения, развития и концентрирования планктона. Об этом свидетельствуют не только высокие значения численности и биомассы, но и обилие науплиев *Calanoides carinatus* и науплиев представителей сем. Eucalanidae.

Вторая высокопродуктивная зона, выявленная на шельфе южнее п-ва Зеленый Мыс около 14° с.ш., развивалась за счет структурообразующих таксонов сообщества вод шельфа (*P. indicus*, *T. turbinata*, *P. avirostris* и Gastropoda) по классическому сценарию – под влиянием прибрежного апвеллинга, где, более того, складывалась циклоническая мезомасштабная циркуляция вод (рис. 1, 3). В зоне другого прибрежного апвеллинга, локализованного севернее п-ва Зеленый Мыс между 15°10'–16°00' с.ш., где, наоборот, складывалась антициклоническая мезомасштабная циркуляция, высокого обилия зоопланктона не зафиксировано. Такая зависимость обилия зоопланктона от динамических условий замечена не только в экосистеме Канарского апвеллинга, но и в других районах Мирового океана (Жигалова, 1976; Nakata et al., 2000).

И, наконец, третья зона, где отмечена экстремально высокая численность и биомасса, располагалась на юге акватории исследований и биотопически была приурочена к распресненным и насыщенным биогенными элементами шельфовым водам, модифицированным мощным материковым стоком. Эта высокопродуктивная зона обособлялась и ранее (Ndour et al., 2018). И, возможно, она существует здесь квазистационарно. В период наших исследований она формировалась за счет интенсивного развития преимущественно двух структурообразующих таксонов сообщества вод шельфа (*P. avirostris* и личинок *Bivalvia*), что может быть связано с их большей экологической валентностью по отношению к фактору солености. В этой же зоне наблюдалась очень интенсивная вегетация диатомовых водорослей, а также были встречены пресноводные виды синезеленых (*Anabaena* spp., *Woronichinia* spp., *Merismopedia* spp.) и зеленых водорослей (*Tetrastrum* spp., *Monoraphidium* spp.) (Грабко

и др., 2017). Хотя пресноводная планктонная фауна нами так и не была обнаружена.

Ценогическая организация зоопланктона наиболее полно исследована на севере экосистемы Канарского апвеллинга (Lidvanov et al., 2010, 2018). Тем не менее на основе приведенных результатов и с привлечением концепции архитектурного комплекса пелагических сообществ (Беклемишев, 1969; Beklemishev, 1981) возможно типизировать выделенные сообщества зоопланктона побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау. Сообщество II, биотопически приуроченное к шельфовым водам, модифицированным прибрежным апвеллингом или речным стоком (рис. 1, 5), имело высокую численность и биомассу, было сформировано преимущественно неритическими видами, в его трофической структуре преобладали тонкие и грубые фильтраторы и мелкие хвататели (табл. 3, 4). По-видимому, оно представляет собой типичное неритическое сообщество с биотопической и трофической структурами, характерными и для северных районов экосистемы Канарского апвеллинга (Lidvanov et al., 2018).

Сообщество III, биотопически приуроченное к водам северной ветви Межпассатного течения, было сформировано преимущественно нерито-океаническими видами, отличалось низким обилием и высоким индексом видового разнообразия. Это позволяет рассматривать его как дальненеритическое сообщество, развивающееся между прибрежным неритическим сообществом и первичным океаническим сообществом зоны халистазы. Это сообщество экотонного типа, находящееся под мощным модифицирующим влиянием прибрежной фауны, что и обуславливает его высокое видовое разнообразие и важную роль неритических видов в видовой структуре (табл. 3, 4). В целом в экосистеме Канарского апвеллинга сообщества такого

типа отличаются относительно широкой межгодовой изменчивостью видовой, биотопической и трофической структур, обусловленной интенсивностью выноса неритической фауны (Lidvanov et al., 2018).

Сообщество IV биотопически было приурочено к распресненным и обогащенным биогенными элементами водам, наиболее модифицированным материковым стоком. В таких условиях создается мощное поступление дополнительной внешней энергии, которая обычно нарушает пространственную однородность сообщества, усиливая его гетерогенность (Бурковский, 2006). Материковый сток, очевидно, вызвал дифференцировку неритического сообщества и привел к обособлению нового сообщества, отличающегося экстремально высокой численностью и биомассой, пониженным индексом видового разнообразия и упрощенными видовой (высокий уровень доминирования личинок двусторчатых моллюсков), биотопической (высокий уровень доминирования неритических видов) и трофической (высокий уровень доминирования фильтраторов) структурами.

Выяснение происхождения и причин дифференцировки сообщества I, выявленного севернее п-ва Зеленый Мыс, требует тщательного изучения акваторий, находящихся под влиянием мигрирующего СМФ. Проведенные ранее исследования позволили описать подобное сообщество СМФ на юге побережья Марокко и в зоне Мавритании (Lidvanov et al., 2018). Его пространственно-биотопическая приуроченность, состав и структура позволили тогда предположить, что оно представляет собой сообщество экотонного типа, формирующееся между неритическими и дальненеритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании – с другой. Однако теперь есть основания полагать, что в зоне Сенегала выделенное сообщество

щество I представляет собой целый комплекс сообществ, различных по происхождению, структуре и особенностям вертикального распределения. Высказанные предположения возможно подтвердить дополнительными исследованиями, в обязательном порядке включающими в себя вертикальные послонные сборы зоопланктона.

### Список литературы / References

Баканов А. И. (2005) Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. *Количественные методы экологии и гидробиологии*. Розенберг Г. С. (ред.) Тольятти, СамНИЦ РАН, с. 37–67 [Bakanov A. I. (2005) Quantitative evaluation of domination in ecological communities. *Quantitative methods in ecology and hydrobiology*. Rozenberg G. S. (ed.) Tolyatti, Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, p. 37–67 (in Russian)]

Беклемишев К. В. (1969) *Экология и биогеография пелагиали*. М., Наука, 291 с. [Beklemishev K. V. (1969) *Ecology and biogeography of pelagial*. Moscow, Nauka, 291 p. (in Russian)]

Берников Р. Г., Доманевский Л. Н., Кудерский С. К., Яковлев В. Н. (2002) Центральная Восточная Атлантика. *Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. По результатам исследований АтлантНИРО и Запрыбпромразведки. Т. 1*. Яковлев В. Н. (ред.) Калининград, АтлантНИРО, с. 146–195 [Bernikov R. G., Domanevskii L. N., Kuderskii S. K., Yakovlev V. N. (2002) Central Eastern Atlantic. *Commercial biological studies in the Atlantic Ocean and the Southern part of the Pacific Ocean based on the data provided by AtlantNIRO and Zaprybpromrazvedka office. Vol. 1*. Yakovlev V. N. (ed.) Kaliningrad, AtlantNIRO, p. 146–195 (in Russian)]

Бурковский И. В. (2006) *Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем*. М., Товарищество научных изданий КМК, 285 с. [Burkovskii I. V. (2006) *Marine biogeocenology. Organization of communities and ecosystems*. Moscow, KMK, 285 p. (in Russian)]

Виноградов М. Е. (1968) *Вертикальное распределение океанического зоопланктона*. М., Наука, 320 с. [Vinogradov M. E. (1968) *Vertical distribution of ocean zooplankton*. Moscow, Nauka, 320 p. (in Russian)]

Глубоковский М. К., Глубоков А. И., Орлов А. М., Петров А. Ф., Бизиков В. А. (2013) *Международное рыболовство – интересы России*. М., Изд-во ВНИРО, 260 с. [Glubokovskiy M. K., Glubokov A. I., Orlov A. M., Petrov A. F., Bizikov V. A. (2013) *International fishery – A Russian perspective*. Moscow, VNIRO, 260 p. (in Russian)]

Гордеева К. Т., Шмелева А. А. (1971) Zooplankton of the Tropical Atlantic. *Plankton and biological productivity of the Tropical Atlantic*. Грезе В. Н. (ред.) Киев, Наукова думка, с. 162–214 [Gordeeva K. T., Shmeleva A. A. (1971) Zooplankton of tropic Atlantic. *Plankton and biological productivity of tropic Atlantic*. Greze V. N. (ed.) Kiev, Naukova Dumka, p. 162–214 (in Russian)]

Гордеева К. Т., Шмелева А. А. (1974) Пелагические копеподы тропической Атлантики и особенности распределения их массовых видов. *Видовой состав и распределение океанического планктона. Сборник научных трудов Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 20*. М., Наука, с. 109–143 [Gordeeva K. T., Shmeleva A. A. (1974) Pelagic copepods of the Tropical Atlantic and specific distribution of mass species. *Species composition and distribution of oceanic plankton. Collection of scientific works of the All-Union Hydrobiological Society. Vol. 20*. Moscow, Nauka, p. 109–143 (in Russian)]

Грабко О. Г., Дюшков Н. П., Лидванов В. В., Королькова Т. Г. (2017) Видовой состав, структура и пространственное распределение фито- и зоопланктона в водах Гвинеи-Бисау в январе 2013 года. *Труды АтлантНИРО. Новая серия*, 1(3): 132–149 [Grabko O. G., Dyushkov N. P., Lidvanov V. V., Korol'kova T. G. (2017) Species composition, structure and spatial distribution of phyto- and zooplankton in the waters of Guinea-Bissau in January 2013. *Proceedings of AtlantNIRO. New series*. [Trudy AtlantNIRO. Novaya seriya], 1(3): 132–149 (in Russian)]

Грезе В. Н. (1971) Основные этапы биологического изучения пелагиали тропической Атлантики. *Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики*. Грезе В. Н. (ред.) Киев, Наукова думка, с. 10–16 [Greze V. N. (1971) The main stages of the biological study of the Tropical Atlantic pelagial. *Plankton and biological productivity of tropic Atlantic*. Greze V. N. (ed.) Kiev, Naukova Dumka, p. 10–16 (in Russian)]

Жигалова Н. Н. (1976) 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. Сборник научных трудов АтлантНИРО. Вып. LXVII*. Калининград, АтлантНИРО, с. 75–86 [Zhigalova N. N. (1976) Dynamics of zooplankton development in the area between Cabo Blanco and port of Saint-Louis from September to May 1971–1972. *Oceanological regime of fishing areas in the Atlantic Ocean. Collection of scientific works of AtlantNIRO. Issue LXVII*. Kaliningrad, AtlantNIRO, p. 75–86 (in Russian)]

Канаева И. П. (1965) О количественном распределении планктона Атлантического океана. *Исследования по программе Международного Геофизического Года. Сборник II. Сборник научных трудов ВНИРО. Т. LVII*. М., Пищевая промышленность, с. 333–343 [Kanaeva I. P. (1965) On the quantitative distribution of plankton in the Atlantic Ocean. *Research within the International Geophysical Year Program. Issue II. Collection of scientific works of VNIRO. Vol. LVII*. Moscow, Pishchevaya Promyshlennost, p. 333–343 (in Russian)]

Каредин Е. П. (1982) *Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона*. Владивосток, ТИНРО, 29 с. [Karedin E. P. (1982) *A guide to quantitative treatment of marine net plankton*. Vladivostok, TINRO, 29 p. (in Russian)]

Лидванов В. В., Жигалова Н. Н., Бутович Я. Ф. (2005) Зоопланктонные базы данных и их эксплуатация в АтлантНИРО. *Комплексные и гидробиологические базы данных: ресурсы, технологии и использование. Адаптация гидробионтов. Матер. молодежных школ (Азов, октябрь 2005 г.)*. Ростов-на-Дону, ЮНЦ РАН, с. 67–70 [Lidvanov V. V., Zhigalova N. N., Butovich Ya. F. (2005) Zooplankton databases and their applications at AtlantNIRO. *Complex and hydrobiological databases: resources, technologies, and applications. Adaptation of hydrobionts. Proceedings of schools for young scientists (Azov, October 2005)*. Rostov-on-Don, Southern Scientific Center RAS, p. 67–70 (in Russian)]

Лидванов В. В., Кукуев Е. И., Кудерский С. К., Грабко О. Г. (2013) Таксономический состав мезозoopланктона экосистемы Канарского течения (побережье Марокко). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 6(3): 290–312 [Lidvanov V. V., Kukuev E. I., Kuderskiy S. K., Grabko O. G. (2013) Mesozooplankton taxonomic composition of the Canaries Current ecosystem (coast of Morocco). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 6(3): 290–312 (in Russian)]

Носков А. С., Виноградов В. И., Романченко А. Н. (1983) *Методические указания по сбору проб зоо-, икhtiопланктона планктоносборником «БОНГО» и их обработке*. Калинин-

град, АтлантНИРО, 36 с. [Noskov A. S., Vinogradov V.I., Romanchenko A. N. (1983) *A guide to sampling of zoo- and ichthyoplankton by Bongo Plankton Collector and their processing*. Kaliningrad, AtlantNIRO, 36 p. (in Russian)]

Пастернак А. Ф. (2009) *Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук*. М., Институт океанологии РАН, 50 с. [Pasternak A. F. (2009) *Ecological and physiological aspects of life cycles in planktonic copepods in high latitudes. Executive summary of the dissertation for Doctoral Degree in Biology*. Moscow, Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, 50 p. (in Russian)]

Сажина Л. И. (1985) *Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана*. Киев, Наукова Думка, 238 с. [Sazhina L. I. (1985) *Nauplii of mass species of pelagic copepods in the World Ocean*. Kiev, Naukova dumka, 238 p. (in Russian)]

Самышев Э. З., Волошина Г. В., Будниченко Э. В. (1986) Трофическая структура антарктического зоопланктона. *Питание морских беспозвоночных в естественных условиях*. М., Институт океанологии им. П. П. Ширшова, с. 34–56 [Samyshev E. Z., Voloshyna G. V., Budnichenko E. V. (1986) The trophic structure of Antarctic zooplankton. *Feeding habits of marine invertebrates in natural conditions*. Moscow, Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, p. 34–56 (in Russian)]

Сапожников В. В., Агатова А. И., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В., Лапина Н. М., Зубаревич В. Л., Лукьянова О. Н., Торгунова Н. И. (2003) *Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана*. М., ВНИРО, 202 с. [Sapozhnikov V. V., Agatova A. I., Arzhanova N. V., Mordasova N. V., Lapina N. M., Zubarevich V. L., Lukyanova O. N., Torgunova N. I. (2003) *Guidelines to chemical analysis of marine and fresh waters within environmental monitoring of fishery reservoirs and commercially viable areas of the World Ocean*. Moscow, VNIRO, 202 p. (in Russian)]

Хлыстова Л. М., Кейта А. (1988) Зоопланктон (состав и распределение). *Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи*. Еремеев В. Н. (ред.) Киев, Наукова думка, с. 257–274 [Khlystov L. M., Kejta A. (1988) Zooplankton (composition and distribution). *The Tropical Atlantic. The region of Guinea*. Eremeev V. N. (ed.) Kiev, Naukova dumka, p. 257–274 (in Russian)]

Шувалов В. С. (1980) *Веслоногие рачки-циклопоиды семейства Oithonidae Мирового океана*. Ленинград, Наука, 198 с. [Shuvalov V. S. (1980) *Cyclopoids of the Oithonidae family in the World Ocean*. Leningrad, Nauka, 198 p. (in Russian)]

Andronov V. N. (2002) The calanoid copepods (Crustacea) of the genera *Diaixis* Sars, 1902, *Parundinella* Fleminger, 1957, *Undinella* Sars, 1900 and *Tharybis* Sars, 1902. *Arthropoda Selecta*, 11(1): 1–80 (in Russian)

Aristegui J., Barton E. D., Álvarez-Salgado X. A., Santos A. M., Figueiras F. G., Kifani S., Hernández-León S., Mason E., Machú E., Demarcq H. (2009) Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. *Progress in Oceanography*, 83(1–4): 33–48

*Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino* (1981) Boltovskoy D. (ed.) Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 936 p.

Beklemishev C. W. (1981) Biological structure of the Pacific Ocean as compared with two other oceans. *Journal of Plankton Research*, 3(4): 531–549

Berraho A., Somoue L., Hernández-León S., Valdés L. (2015) Zooplankton in the Canary Current Large Marine Ecosystem. *Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem: IOC Technical Series. № 115*. Paris, IOC-UNESCO, p. 183–195

Binet D. (1991) Dynamique du plankton dans les eaux côtières ouest-africaines: ecosystems équilibrés et déséquilibrés. *Pêcheries Ouest Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. Cury Ph., Roy C. (eds.) Paris, Institut Français de Recherche Scientifique Pour le Développement en Coopération, p. 17–136

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

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

Hernández-León S., Gómez M., Aristegui J. (2007) Mesozooplankton in Canary Current System: The coastal-ocean transition zone. *Progress in Oceanography*, 74(2–3): 397–421

Hidalgo P., Escribano R., Vergara O., Jorquera E., Donoso K., Mendoza P. (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

Lidvanov V. V., Zhigalova N. N., Kuderskiy S. K. (2010) Vertical distribution of mesozooplankton in the interaction zone of the Canary and the Northern Branch of the Intertrades currents. *Oceanology*, 50(3): 356–364

Lidvanov V. V., Grabko O. G., Kukuev E. I., Korolkova T. G. (2018) Structure of mesozooplankton communities in the coastal waters of Morocco. *Oceanology*, 58(2): 213–227

Nakata H., Kimura S., Okazaki Y., Kasai A. (2000) Implications of meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Current for anchovy recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 57(1): 143–152

Ndour I., Berraho A., Fall M., Ettahiri O., Sambe B. (2018) Composition, distribution and abundance of zooplankton and ichthyoplankton along the Senegal-Guinea maritime zone. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 44(2): 109–124

Postel L., Arndt E. A., Brenning U. (1995) Rostock zooplankton studies off West Africa. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 49(1–4): 829–847

Rose M. (1933) *Copépodes pélagiques. Faune de France. v. 26*. Office Central de Faunistique, Paris, 374 p.

Seguin G. (1966) Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar (Senegal). Etude quantitative, qualitative et observation écologique au cours d'un cycle annuel. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, Série A: Sciences naturelles*, 28: 1–90

Vives F. (1982) Sur les copépodes de la région CINECA (parties nord et centrale). *Rapport Procès-Verbal Réunion Conseil Internationale pour l'Exploration de la Mer*, 180: 289–296