ИНТЕНСИВНОСТЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У АНТАРКТИЧЕСКИХ САЛЬП

Н.И. Минкина, Э.З. Самышев

Институт биологии южных морей
НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: samyshev @ ibss.iuf.net

*На основании измерений интенсивности энергетического обмена у антарктической сальпы Salpa thompsoni Foxton, выполненных в марте-апреле 1998 и 2002 гг., выявлены различия в его уровнях у одиночных и колониальных форм животных. При минимальной концентрации сырой массы особей в опытах, равной 3 г*л$^{-1}$, одиночные и колониальные формы сальпы проявляли сходный суточный ритм дыхания. Независимо от их индивидуальной массы тела, среднесуточные величины интенсивности обмена составили соответственно 79,5 и 41,5 мкгO_2* г$^{-1}$* ч$^{-1}$.*

Введение. Сальпы – пелагические туникаты, имеющие сложный жизненный цикл, который состоит из перемежающихся генераций полового (колониальные формы, или бластозоиды) и бесполого (одиночные формы, или оозоиды) размножения. Две генерации различаются морфологически [15]. По типу питания сальп относят к неизбирательным фильтраторам, эффективно захватывающим частицы в широком спектре размеров. Обладая высокой плодовитостью, темпом роста и скоростями фильтрации, сальпы способны давать резкие «вспышки» численности, образуя плотные скопления [12, 14, 16].

Наблюдающиеся с 1975 г. и по настоящее время катастрофические вспышки численности доминирующего в Антарктике вида *Salpa thompsoni* Foxton вызывают обоснованную тревогу о возможных негативных изменениях в пелагической экосистеме Южного океана [8, 9, 10, 20].

Большая чать того, что мы знаем о функциональных характеристиках сальп, основана на исследованиях, выполненных в низких и средних широтах. Величины энергетического обмена – одного из показателей, характеризующего физиологические особенности этих животных - известны у тропических [13] и субтропических видов туникат [1, 6]. Приводимые этими авторами данные свидетельствуют о достаточно высокой интенсивности обмена изученных туникат в этих широтах.

Первые сведения об интенсивности обмена *S. thompsoni* в условиях Антарктики приводятся в работе [19]. Авторами выполнено 12 опытов (два из них с колониальными формами). При этом получены относительно невысокие величины интенсивности обмена у животных. Наши измерения, выполненные в ходе 3-ой Украинской Антарктической Экспедиции (УАЭ) преимущественно у одиночных форм (35 опытов с оозоидами и 4 с бластозоидами), свидетельствуют о гораздо более высоком уровне их энергетического метаболизма [4]. При этом комплекс гидробиологических данных, полученных в экспедиции, позволил слелать предварительную количественную оценку роли сальп в планктонной экосистеме региона в условиях массового развития желетелых [21].

В связи с недостаточностью и противоречивостью информации об уровне энергетического обмена *S. thompsoni* в условиях Антарктики эти эксперименты были продолжены в 7-ой УАЭ в 2002 г. Опыты осуществлялись преимущественно на колониальной форме сальп.

Полученный в указанных экспериментах массив данных позволяет, с одной стороны, в сравнительном аспекте рассмотреть величины интенсивности обмена у двух форм исследуемой сальпы; с другой – обсудить эти результаты с таковыми других авторов по разным видам туникат.

Методы и материалы исследований. Исследования энергетического обмена сальп проводились по программам 3-ей и 7-ой УАЭ на НИС «Э. Кренкель» (с 26 марта по 7 апреля 1998 г. на станциях полигонов в районах о. Мордвинова, Южных Оркнейских о-вов и возле о. Кинг Джордж) и НИС «Горизонт» (с 11 марта по 18 марта 2002 г. в проливе Брансфилда).

Сбор сальп для лабораторных исследований осуществлялся с кормы судна конической планктонной сетью (диаметр входного отверстия – 50 см, объем стакана-накопителя – 3 л, размер ячеи газа – 3 мкм), сконструированной по типу сетей, рекомендованных для сбора живого планктона, или сачком. Ловы выполнялись в припо-

верхностных горизонтах, на глубинах 0-15 м.

В экспериментах использовались только живые особи, не имевшие повреждений тела и заметных отклонений от естественного поведения. При этом из колониальных форм, достигавших в длину нескольких метров, использовались фрагменты из 4-5 животных (связь между особями в колониях довольно непрочная и распад колоний на фрагменты в большинстве случаев не приводит к травмам у отдельных особей). После экспериментов по измерению интенсивности обмена эти фрагменты колоний успешно использовались в опытах по определению пищевых рационов у сальп [3].

Отловленные животные перед опытом содержались в аквариумах объемом 10-20 л, заполненных морской водой, освобожденной от взвеси и фитопланктона (фильтрацией через мембранные фильтры 0,45 мкм), не менее 12 ч, чтобы особи могли усвоить накопленную в желудках пищу и освободить кишечник, а также адаптироваться к ограничению жизненного пространства [4]. Адаптационный период оказался необходим также и для акклимации сальп к температуре 2-3° С, которая уставливалась как в «холодной лаборатории» на корме НИС «Э. Кренкель», так и в специально построенном «холодном помещении» (деревянный остов, обтянутый брезентом), расположенном на надстройке в кормовой части НИС «Горизонт».

Методика измерения интенсивности дыхания сальп по сравнению с таковой, использованной в 3-ей УАЭ на НИС «Э. Кренкель» (1997/1998) [4], была значительно усовершенствована. Для измерений использовался трехканальный полярографический оксиметр, снабженный датчиками кислорода (типа Кларка) и температуры, сконструированный и изготовленный в МНТК «Океан» МГИ НАНУ специально для 7-ой УАЭ [3]. Оксиметр был установлен в «холодном» помещении, через кабель прибор соединялся с блоком питания и ПК, расположенными в каюте.

После опорожнения кишечника, сальпы пересаживались в респирометры объемом 3 л, заполненные фильтрованной морской водой. Респирометры закрывали специально сконструированными крышками из плексигласа, в который герметично вмонтированы датчики кислорода и температуры. Датчики кислорода периодически калибровались методом Винклера, титрование проб производилось с помощью бюретки с ценой деления 0,02 мл и автоматической установкой нуля. Продолжительность опытов обычно составляла от 4 до 18 час., максимальная – до 26,5 ч. Вода в опытах перемешивалась с помощью магнитных мешалок. Питание приборов и освещение в ночное время осуществлялось через кабель, проведенный из помещения аварийного дизель-генератора на корме.

Опрос датчиков происходил каждые 0,5 мин. Внутренняя энергонезависимая память прибора позволяла хранить объем данных, соответствующий 100 час непрерывных измерений. Показания всех датчиков были выведены на монитор ПК. Получаемый объем данных позволил: 1) получать статистически достоверные данные, которые можно сглаживать и «фильтровать»; 2) регистрировать характер реагирования и время акклимации организмов к условиям опыта; 3) оценивать суточную ритмику дыхания сальп.

Экспериментальное определение суточного ритма дыхания гидробионтов связано с рядом затруднений: необходим достаточно большой объём выборки значений интенсивности дыхания, который может быть получен либо на многосуточных станциях, либо на основании длительной непрерывной регистрации кривых потребления кислорода животными в разное время суток; эксперименты следует выполнять на одноразмерных особях, а плотность их посадки в респирометры должна быть одинаковой. Такой подход был использован для оценки суточной ритмики интенсивности дыхания криля [7].

Всего выполнен 51 эксперимент по измерению интенсивности энергетического метаболизма сальп (39 с оозоидами и 12 опытов с бластозоидами).

По завершении экспериментов определялся объем особей с помощью бюретки с ценой деления 0,1 мл и волюминометра Яшнова и измерялась длина их тела. Затем сальпы взвешивались на аптечных весах с точностью до 10 мг.

При анализе результатов экспериментов была использованан схема расчетов, описанная нами ранее [4, 5]: используется известный показатель концентрации живой массы, который рассчитывается по формуле

$$C_w = N*W/V, \quad (1)$$

где N - число организмов в респирометре, W - сырая масса тела особи, V – объём респирометра. Величина дыхания в опыте рассматривалась как функция концентрации живой массы, индивидуальной массы тела особей и времени суток.

С целью выделения и исключения одного из основных источников вариабельности данных [4, 5, 11] необходима надежная оценка зависимости удельного дыхания *S.thompsoni* от концентрации её живой массы в экспериментах. Для этого использовался широкий спектр размеров респирометров и разная плотность посадки организмов во всем диапазоне, свойственных данному виду индивидуальных размеров тела.

Величины интенсивности обмена пересчитывалась по формуле

$$R_o/W = R/W \cdot (C_w/C_o)^b, \quad (2)$$

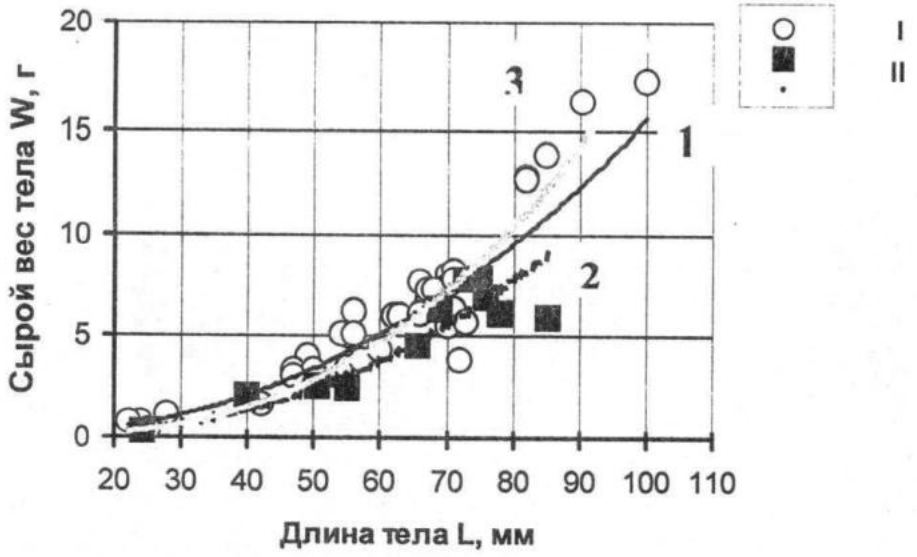
где C_o – выбираемая для анализа постоянная величина концентрации массы, R_o/W - приведенное значение интенсивности дыхания, R/W - измеренное значение, b - показатель степени в регрессионном уравнении вида $R/W = a \cdot C_w^{-b}$ (Рис. 1 Б). Предложенный метод анализа данных и схема экспериментов позволяют формализовать анализ результатов, полученных в самых разных условиях, использовать все значения из выборки измеренных величин интенсивности дыхания - как в целях их корректного сравнения, так и для оценки их суточной вариабельности дыхания.

При пересчете величин интенсивности обмена сальп, полученных разными авторами при различной температуре в опытах, для сопоставления с данными, полученными нами, использованы значения Q_{10} для *Coelenterata* по И.В.Ивлевой. В вычислениях использовались также следующие коэффициенты: 1 мг O_2 соответствует 1,47 мг углерода, сухая масса тела *S. thompsoni* составляет примерно 2% от сырой массы, а содержание углерода в теле сальп - около 0,22% сырой массы [2].

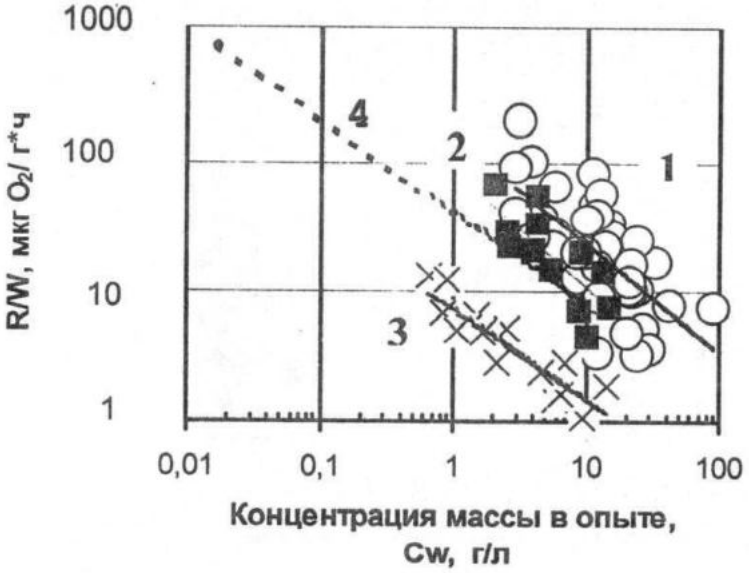
Результаты и обсуждение. На рис. 1А изображены размерно-весовые характеристики использовавшихся в наших экспериментах одиночных и колониальных форм сальп, полученные нами по результатам двух экспедиций. Различия коэффициентов уравнений, описывающих соответствующие кривые, связаны с различиями формы тела у особей, принадлежащих к разным генерациям. Кривая по данным Б.Е. Аннинского и А.М. Щепкиной [2] практически совпадает с кривой (2) для колониальных сальп во всем диапазоне индивидуальных размеров особей из наших опытов.

На рис. 1Б приведена полученная в наших экспериментах зависимость интенсивности энергетического обмена от концентрации массы сальп. Использование широкого спектра размеров респирометров и сальп позволило нам измерить величину C_w в пределах от 2,0 до 90,4 $г \cdot л^{-1}$. Здесь же нанесены приведенные к 3°С аналогичные зависимости, рассчитанные авторами по данным Т. Икеды [18] для шести видов туникат (сальп и пиросом из тропической части Пацифики при 27 °С) в диапазоне концентраций живой массы 0,7 - 20 $г \cdot л^{-1}$ и по данным Е.В. Павловой [6] для 4 видов туникат из Средиземного моря (при 20°С) в диапазоне C_w от 0,017 до 9 $г \cdot л^{-1}$.

Получена достаточно надёжная оценка зависимости интенсивности обмена R/W от C_w. Показатель степени равен -0,84 для одиночных сальп и -0,91 для колониальных (рис. 1 Б), в то время как показатели степени в уравнениях зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела равны -0,09 и -0,06) соответственно (рис. 2Б), т.е. интенсивность дыхания сальп практически от массы тела не зависит и не коррелирует с ней. Таким образом, как было показано нами ранее [4], связь интенсивности метаболизма с концентрацией массы у *S. thompsoni* оказалась более значимой, чем традиционно изучаемая зависимость от индивидуальной массы тела, которой в расчетах можно пренебречь. Как и следовало предполагать, у колониальных *S. thompsoni* зависимость интенсивности дыхания от концентрации массы слабее, чем у одиночной формы. Кривая зависимости интенсивности обмена средиземноморских туникат (не указан тип генераций) и концентрации массы в опытах Е.В. Павловой [6] хорошо согласуется с нашими данными для колониальных сальп. Ранее мы обсуждали возможные механизмы, определяющие эффект плотности при измерении интенсивности дыхания у водных организмов [4, 5].



А



Б

Рис. 1 – **А** – Зависимость сырой массы сальп от длины тела.

Здесь и далее на всех рисунках I – одиночные формы, II – колониальные. 1 – $W = 0.006\ L^{2.19}$, число измерений N=41, коэффициент корреляции r^2=0.897 (по нашим данным); 2 - $W = 0.00016\ L^{2.53}$, N=13, r^2=0.93 (по нашим данным); 3 - $W = 0.0000634\ L^{2.34}$, N=60, r^2=0.94 (По данным Аннинского и Щепкиной [2]).

Б – Связь интенсивности дыхания сальп R/W с концентрацией живой массы в респирометрах.

1 – $R/W = 161.22\ Cw^{-0.84}$, r^2=0.447 (по нашим данным); 2 – $R/W = 85.38\ Cw^{-0.91}$, r^2=0.59 (по нашим данным); 3 – рассчитана авторами по данным Ikeda, 1974 [18] для 6 видов туникат: $R/W = 7.23\ Cw^{-0.69}$, N=15, r^2=0.817; 4 – рассчитана авторами по данным Павловой, 1975 [6]: $R/W = 40.21\ Cw^{-0.57}$, N=20, r^2=0.885.

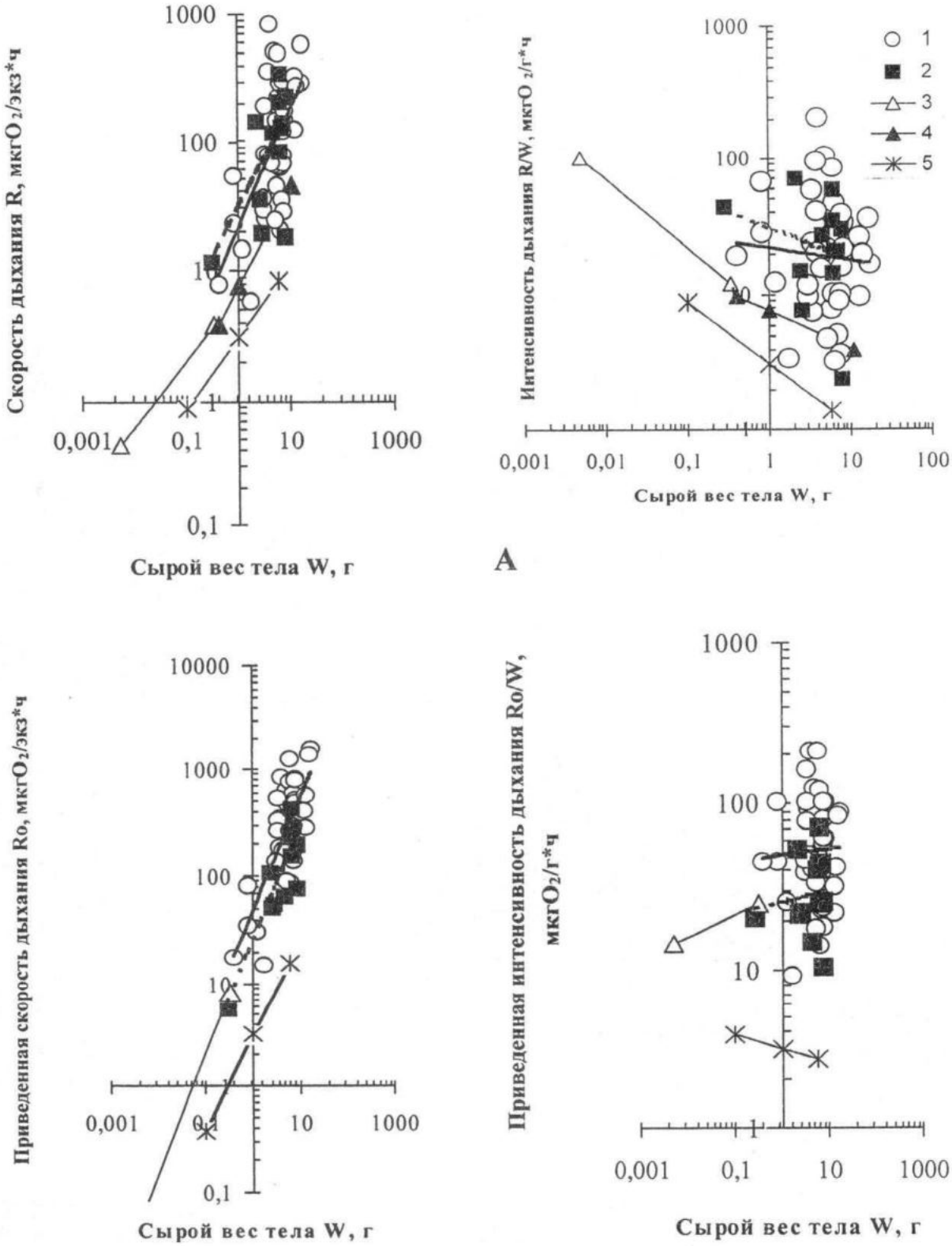


Рис. 2 – Уровень энергетического обмена сальп в зависимости от массы тела.
А – концентрация массы в опытах Cw - величина переменная; **Б** – Cw=3 $г \cdot л^{-1}$. 1,2 – наши данные для одиночных и колониальных форм; 3 - данные Павловой, 1975 [6]; 4 - данные Ikeda, Mitchell, 1982 [19]; 5 – данные Ikeda, 1974 [18]. Соответствующие уравнения приведены в таблице.

Таблица - Уравнения зависимости дыхания сальп (пересчитанные для температуры 3°С) от индивидуальной массы тела по собственным и литературным данным

Источник	Виды	Темп., °С	Число изм.	Диапазон сырой массы W,г	Уравнения	Коэф. корр.
Ikeda,1974 [18], общее уравнение для 6 видов туникат	*Iasis zonaria* колониальные, *Thalia democratica* одиночные, *Pegea confederata, Salpa fusiformis* колониальные, *S.fusiformis* одиночные, *Pyrosoma verticillatum*	27	15	0,1-5,9	$R=3,14\ W^{0,55}$ $Ro=3,12\ W^{0.92}$ $R/W=3,14\ W^{-0.45}$ $Ro/W=3,1\ W^{-0.09}$	0,83 0,92 0,76 0,09
Павлова, 1975 [6]	*Salpa democratica, Salpa maxima*	20	20	0,005-0,33	$R=6,9\ W^{0,52}$ $Ro=28,79\ W^{1.13}$ $R/W=6,87\ W^{-0.51}$ $Ro/W=28,79\ W^{0.13}$	– 0,866 0,974 0,878 0,326
Аболмасова, 1978 [1]	*S. maxima* *S. democratica*	15,2-15,6	17	0,011-0,1	$R=10,81\ W^{0,975}$	–
Ikeda, Mitchell, 1982[19]	*Salpa thompsoni*	-1,1	12	2,25 -11 ср. 5,7	R=4,4 –12,4 мкг $O_2 \cdot экз^{-1} \cdot ч^{-1}$	–
	S.thompsoni, Ihlea racovitzei (одиночные, 2 особи колониальные)	-1,1	12 4	0,4-11 ср. 1,5	$R=2,29\ W^{0.74}$	0,972
Cetta et al., 1986 [13]	*S. fusiformis* колониальные	16,5	15	0,5-7,2	$R=6,85\ W^{0.68}$	0,89
	S.fusiformis одиночные	16,5	10	2,1-20,8	$R=14,4\ W^{1.15}$	0,95
	S.maxima колониальные, с наполненными кишечниками	24,5	16	1,3-14,2	$R=14,63\ W^{1.22}$	0,88
	S.maxima колониальные	24,5	9	0,1-5,9	$R=6,43\ W^{1.04}$	0,87
Собств. данные, [4, наст. статья]	*S. thompsoni* одиночные	2-3	41	0,4-17,4	$R=21,96\ W^{0,91}$ $Ro=49,07\ W^{1,04}$ $R/W=22,21W^{-0.09}$ $Ro/W=49,07\ W^{0.04}$	0,36 0,57 0,006 0,0016
	S. thompsoni колониальные	2-3	13	0,28-6,24	$R=30,72\ W^{0,75}$ $Ro=25,77\ W^{1,07}$ $R/W=30,72\ W^{-0.25}$ $Ro/W=25,77\ W^{0.07}$	0,40 0,78 0,065 0,014

Известно, что универсальным регулятором скорости химических реакций являются концентрации реагирующих веществ. Регуляция скорости биологических процессов через концентрацию живого вещества, по-видимому, является выражением того же закона [11].

В целях сравнения корректно использовать только значения интенсивности дыхания сальп, пересчитанные для постоянной величины концентрации массы C_o, в качестве которой было ранее выбрано близкое к минимальному значение диапазона [4]. Все величины интенсивности дыхания приводились к C_o=3 г·л$^{-1}$ по формуле (2).

Результаты изображены на рис. 2Б и приведены в таблице. Здесь же сведены пересчитанные авторами в принятых единицах измерения и для температуры наших экспериментов уравнения зависимости дыхания сальп от индивидуальной массы тела по литературным и собственным данным. Приведенные коэффициенты корреляции показывают, что разброс данных (рис. 2Б) значительно уменьшился по сравнению с таковым на рис. 2А. Оставшаяся вариабельность данных определяется прежде всего различным физиологическим состоянием сальп в опытах, которые проявляли различные виды энергетического обмена: от основного до стандартного и, возможно, общего, а также разным временем суток выполнения опытов. Аналогичная тенденция прослеживается при анализе результатов наших расчетов с использованием показателя концентрации живой массы по данным Т. Икеды [18] и Е.В.Павловой [6] (таблица и рис 1Б). Сравнивая наши результаты с данными других авторов, можно отметить, что данные для средиземноморских сальп хорошо согласуются с нашими, прежде всего для колониальных сальп. Этот вывод относится как к соотношениям концентрации массы и интенсивности дыхания сальп, так и индивидуальной массы тела животных и интенсивности дыхания (Рис 2Б). Аналогичные величины для тропических тихоокеанских видов туникат по [18] оказываются несколько ниже, что, вероятно, связано с приблизительностью и условностью пересчета данных, полученных при 27°С к 3°С. Данные Т.Икеды и А.Митчелла [19], полученные для *S. thompsoni* в диапазоне температур от -0,5 до 1,8°С, также ниже полученных нами величин (рис. 2А, таблица). Возможно, это связано с более высокими величинами плотности посадки сальп в респирометры (концентрацией живой массы) в их экспериментах.

Мы рассмотрели связь интенсивности дыхания антарктических сальп с двумя переменными: концентрацией живой массы и индивидуальной массой тела особей. Применив разработанный нами ранее подход, мы получили связь с третьей переменной - впервые рассчитали суточный ритм изменения интенсивности дыхания *S. thompsoni*, как у одиночных, так и колониальных форм (рис. 3). Эти кривые характеризуют изменения интенсивности метаболизма сальп в течение суток независимо от их индивидуальных размеров, но при принятой величине концентрации живой массы.

Наименьшие значения интенсивности дыхания у обеих форм *S. thompsoni* наблюдаются утром (зональное время – 4 -5 ч), максимальные – у оозоидов вечером (18-22 ч) и ночью (23-24 ч), а у бластозоидов – вечером (20 ч) и днем (11 ч). Кроме того, у одиночных форм наблюдался дневной второй максимум интенсивности метаболизма в 11-15 ч. Такой суточный ритм дыхания сальп хорошо согласуется с наблюдениями за их суточными миграциями и ритмикой питания [17, 22].

Это достаточно высокие величины. При указанных условиях, суточные траты на дыхание у одиночных сальп во всем исследованном диапазоне размеров составляют около 128-125% от содержания углерода в теле, а у колониальных – 67 - 61%. По данным Икеды и Митчелла [19] суточные траты на обмен у *S. thompsoni* в их экспериментах при температуре –1°С (плотность посадки животных в респирометры не приводится) составили 2,33+0,46% содержания углерода в теле сальп. Для *S. fusiformis* из тропической части Атлантики в диапазоне температур от 13,5 до 19,5°С приводятся следующие рассчитанные при неизвестной плотности посадки в респирометры величины суточных трат сальп на дыхание: 21,3% содержания углерода в теле у оозоидов и 9,7% у бластозоидов [13]. Оценка суточных трат на дыхание у одиночных *S. cylindrica* при 24 °С в той же работе достигает 99%.

Такой разброс может быть связан также с тем, что траты на обмен характеризуют

Рис. 3 – Суточный ритм интенсивности дыхания у одиночной (I) и колониальной (II) форм *Salpa thompsoni*.

Объём выборки для одиночной формы – 463 значения, для колониальной - 128. Приведены доверительные интервалы для 90% уровня значимости.

минимальные пищевые потребности организмов, а они не одинаковы у различных видов сальп. Например, у *S. fusiformis* из Средиземного моря при 16 °С суточные пищевые потребности в среднем составили 107-117% от содержания углерода в теле. В сводке Е. Пахомова с соавторами [22] приведены величины суточных пищевых потребностей *S. thompsoni*, рассчитанные по данным измерений флюоресценции пигментов в кишечниках особей, выловленных из естественной среды обитания. Согласно измерениям и расчетам различных авторов, эти величины сильно варьируют, изменяясь приблизительно в пределах 5 - 45% от содержания углерода в теле сальп.

Очевидно, получение корректно объяснимых результатов возможно лишь при комплексных экспериментальных исследованиях всех составляющих энергетического баланса у сальп и соблюдении в каждом случае определенных и сопоставимых лабораторных условий.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболмасова Г.И. Скорость обмена у некоторых видов беспозвоночных из Средиземного моря //Биология моря. – 1978. -Вып. 46. – С. 25-29.

2. Аннинский Б.Е., Щепкина А.М. Содержание и состав органического вещества в теле сальпы *Salpa thompsoni* Foxton из района Южной Атлантики //Настоящий сборник.

3. Греков Н.А., Минкина Н.И., Самышев Э.З. Автоматизированный многоканальный оксиметр для эколого-физиологических исследований //Системы контроля окружающей среды: Сб. науч.тр.–Севастополь, 2003.–С.44-47.

4. Минкина Н.И. Интенсивность обмена *Salpa thompsoni* Foxton //Бюлл. Укр. Антаркт. Центра – 2000, №3. –С. 241-245.

5. Минкина Н.И., Павлова Е.В. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море //Океанология. – 1995. – Т.35, №2. – С.241-245.

6. Павлова Е.В. Метаболизм средиземноморского зоопланктона / Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – С.124 -144.

7. Самышев Э.З. Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале. – М.: Наука, 1991. – 168 с.

8. Самышев Э.З. Заключение о состоянии популяции криля и пелагической экосистемы в западном регионе Атлантической части Антарктики в предзимний период 1998 года //Бюлл. Укр. Анаркт. Центра. – 2000, №3. – С.231-236.

9. Самышев Э.З. Сальпы в Атлантической части Антарктики (АЧА): состав, обилие, распределение //Бюлл. Укр. Анаркт. Центра. – 2000а, №3. – С.237-240.

10. Самышев Э.З., Бибик В.А., Савич М.С., Гришин А.Н., Оканев О.А., Алексеенко В.Р. К вопросу о состоянии популяции криля и пелагической экосистемы в районе моря Скотия //Бюл. Укр. Антаркт. Центра – 1997. – Вып. 1. – С. 132-136.

11. Хайлов К.М., Празукин А.В., Минкина Н.И., Павлова Е.В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации //Успехи современ. Биологии. – 1999. – Т.119, №1.– С.3-14.

12. Anderson V. Filtration and ingestion rates of *Salpa fusiformis* Cuvier (Tunnicata: Thaliacea): effects of size, individual weight and algal concentration //J.exp.Mar.Biol.Ecol. – 1985. – V.87. -P.13-29.

13. Cetta C.M., Madin L.P., Kremer P. Respiration and excretion by oceanic salpa //Mar. Biol.– 1986. – V.22. – P. 529-537.

14. Deibel A. Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of *Thalia democratica* Forskal and *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (*Tunicata, Thaliacea*) //Journ. of Plankt.Res. – 1982. – V.4, №1. – P. 143 - 152.

15. Foxton P. The distribution and life history of *Salpa thompsoni* Foxton with observation on a related species, *Salpa gerlachei* Foxton //Discovery Rep. – 1966. – V. 21, №4. – P. 1-116.

16. Harbison G.R., Gilmer R.W. The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confederata* and two other salps//Limn. and Oceanogr.– 1976.– V. 21, №4. – P. 517-528.

17. Huntley M.E., Sykes P.F., Marin V. Biometry and trophodynamics of *Salpa thompsoni* foxton (Tunicata: Thaliacea) near the Antarctic Peninsula in austral summer, 1983-1984 //Polar. Biology. – 1989. – V.10. – P. 59-70.

18. Ikeda T. Nutritional ecology of marine zooplankton // Mem. Fac. Fish. Hokkaido. Univ. – 1974. – V.22. – P.1-97.

19. Ikeda T., Mitchell A.W. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition //Mar. Biol. – 1982. – V. 71. – P. 283-298.

20. Loeb V., Siegel V., Holm-Hansen O., Hewitt R., Fraser W., Trivelpiece W., Trivelpiece S. Effect of sea-ice extent and krill or salps dominance on the Antarctic food web //Nature. – 1997. - №378. – P.987-900.

21. Minkina N.I., Samyshev E.Z., Chmyr V.D., Seregin S.A. Relative evaluation of assimilation of primary production by krill, salps and bacterioplankton in Atlantic Sector of Antarctic (ASA) under the condition of mass development of gelatinous animals //Abstracts of the 2nd Int. Symp. on Krill (23-27 Aug. 1999.- Santa Cruz, USA, 1999. – P. 33-35.

22. Pakhomov E.A., Froneman P.W., Perissinotto R. Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux //Deep Sea Res. – 2002. – P.II, V.49. – P. 1881-1907.