

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ УРОВНЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ЗООПЛАНКТОНА (МЕТОДИКА ОЦЕНКИ)

Н.И. Минкина

Институт биологии южных морей
НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: niminkina@yandex.ru

Разработан метод мониторинга «благополучия» пелагиали на основании оценки пространственной вариабельности уровня энергетического обмена массовых видов зоопланктона. Метод предполагает исключение составляющих разброса измеряемых величин интенсивности дыхания, связанных с условиями эксперимента и суточным ритмом. Влияние гетерогенности среды отсылается оставшейся компонентой изменчивости интенсивности дыхания данного вида.

Введение. Характеристики жизнедеятельности массовых видов водных организмов дают наиболее быстрый отклик на изменения качества среды обитания. В частности, это относится к величине энергетического обмена пойкилотермных организмов как к интегральному показателю их физиологического состояния. Огромный объем данных, накопленных к настоящему времени, свидетельствует о большой вариабельности дыхания у планктонных животных [1, 6, 7, 12, 18]. Обычно эти данные представляют собой средние за время экспозиции величины стандартного обмена у взрослых особей. Процедура измерений стандартного обмена планктонных животных строго не определена, результаты очень вариабельны и причины этого мало изучены с экологических позиций [6]. Противоречивы и недостаточны данные о суточной и сезонной изменчивости уровня дыхания зоопланктеров как на организменном, так и на популяционном уровнях, не известны величины обмена у молоди, наиболее чувствительной к загрязнению. Не существует методик определения пространственной вариабельности энергетического обмена гидробионтов. Показатель электронно-транспортной активности (ETS-activity), который предполагалось использовать для оценки уровня дыхания популяций зоопланктона, характеризует пул митохондрий организма, то есть его предельные энергети-

ческие возможности [15]. Остается неизвестным, как эти возможности реализуются в конкретных условиях обитания гидробионтов. Поэтому этот метод не нашел широкого применения.

Важно оценить, каково суммарное воздействие загрязнения пелагиали на физиологическое состояние массовых видов планктонных организмов – криля, желетелых (в том числе сальп), копепод, личинок рыб. Не менее важным является и решение обратной задачи: на основании оценки физиологического состояния популяций массовых видов планктона выявить области обследуемой акватории, наиболее подверженные загрязнению.

С целью получения данных, заполняющих эти пробелы, впервые разработан оригинальный метод биологического мониторинга популяций зоопланктона на основании оценки пространственной изменчивости уровня их энергетического обмена в условиях гетерогенной среды.

Представляются важными следующие вопросы: 1) каковы основные причины и механизмы большое разброса результатов измерения величин дыхания у мелких гидробионтов; возможности их устранения и формализации процедуры измерения; 2) как относятся поля абиотических (например, содержания поллютантов), структурных, функциональных характеристик автотрофного звена с полями функциональных показателей гетеротрофных звеньев в морских сообществах (скоростей роста, генеративной продукции, уровня энергетического обмена).

Исследования в данном направлении представляют интерес для объективной оценки состояния окружающей среды, влияния ее на популяции массовых видов планктона и принятия обоснованных решений по оптимальному использованию акваторий.

Методы и материалы исследований.

Преодолагается оригинальная методика оценки временной и пространственной изменчивости интенсивности дыхания планктонных животных, включающая схему экспериментов и метод анализа результатов.

Исследования последних лет показали, что нельзя игнорировать влияние на уровень дыхания гидробионтов плотности посадки организмов в респирометры, или, точнее, производной от нее величины - концентрации живой массы [3, 4, 5, 6, 7, 9, 13, 14, 16, 20]. Показано, что плотностная регуляция

физиологических функций гидробионтов в эксперименте связана с изменением поведенческих реакций и ингибированием процессов жизнедеятельности метаболитами самих животных. Переменные величины концентрации массы, характеризующей суммарный эффект взаимовлияния особей в опыте, - одна из основных причин значительной вариабельности результатов измерения дыхания планктонных организмов, традиционно не учитываемая. Установлено, что с увеличением концентрации массы в эксперименте снижается интенсивность энергетического обмена у разных групп водных организмов [4, 5, 6, 9, 13, 14, 20]. Значимость этой зависимости значительно выше, чем традиционно изучаемой зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела животных. Известно, что показатели степени регрессионных уравнений, описывающих эти два типа зависимостей, имеют значения: от массы тела около -0,2-0,25 (правило Рубнера), от концентрации массы в пределах -0,6-0,8.

Другим фактором, способным существенно влиять на величины энергетического обмена, является суточные ритмы физиологических процессов и поведения гидробионтов. Суточный ритм меняется на разных стадиях развития вида в онтогенезе, но сохраняется и характерен внутри жизненных форм, которые могут объединять несколько последовательных стадий развития [8]. Последнее обстоятельство позволяет без большой погрешности пересчитывать величины дыхания, измеренные у разноразмерных особей одного вида, принадлежащих к одной жизненной форме, к средней массе тела. Это делает возможным формировать общую выборку значений интенсивности энергетического обмена. Суточный ритм дыхания может оцениваться статистическим трендом, который выделяется в такой выборке величин энергетического обмена среднеразмерной в данной жизненной форме особи, полученных в разное время суток [4, 10, 20]. Наименее трудоемким методом измерения величин обмена, обеспечивающим необходимый для статистических расчетов объем данных, является полярографический метод с помощью датчиков парциального давления кислорода типа Кларка. Кроме того, регистрация динамики процесса потребления кислорода делает возможным судить о физиологическом состоянии организмов во время

эксперимента, наличии стресса и избегать связанных с этим погрешностей [1, 2, 4, 5, 7, 10, 11, 19, 20].

Таким образом, при анализе результатов экспериментов предлагается применить схему расчетов, описанную нами ранее [4, 5, 20]: используется показатель концентрации живой массы, который рассчитывается по формуле:

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

где N - число организмов в респирометре, W - масса тела особи, V - объём респирометра. Величина дыхания в опыте рассматривается как функция концентрации живой массы, индивидуальной массы тела особей и времени суток. Величины интенсивности обмена пересчитываются по формуле:

$$R_o / W = R / W \cdot (C_w / C_0)^{b_1}, \quad (2)$$

где C_0 – выбираемая для анализа постоянная величина концентрации массы, R_o / W – приведенное значение интенсивности дыхания, R / W – измеренное значение, b_1 – показатель степени в регрессионном уравнении вида $R / W = a_1 C_w^{-b_1}$. Принимая во внимание связь интенсивности дыхания с массой тела ($R / W = a_2 W^{-b_2}$), величины R_o / W пересчитываются для средней индивидуальной массы W_{cp} в выбранных размерных классах организмов:

$$R' / W = R_o / W \cdot (W / W_{cp})^{-b_2}, \quad (3)$$

где R' / W – нормированные по параметрам массы значения интенсивности дыхания.

Величины, принадлежащие разным кривым динамики дыхания, полученным в различных точках исследуемой акватории, после нормирования могут быть использованы для выделения суточного тренда. Пространственный масштаб исследований определяет и шаг оценки суточного ритма дыхания животных. Для мезомасштабной шкалы достаточно выбрать интервал порядка одного часа. Для каждого часа суток формируются выборки из текущих нормированных значений кривых динамики энергетического обмена, полученных в различных узлах полигона на обследуемой акватории (процедура осреднения по пространству). Рассчитываются средние по всему полигону для каждого часа суток. Их совокупность образует тренд дыхания данного вида или жизненной

формы (процедура осреднения по времени). Эта методика была использована нами ранее для оценки суточного ритма дыхания черноморского гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* [4, рис. 3] (табл. 1).

Метод предполагает последовательное исключение составляющих разброса измеряемых величин дыхания, связанных с условиями эксперимента. Среднесуточная величина энергетического обмена вида, рассчитываемая по тренду, принимается за «норму» ($R'/W_{100\%}$).

Влияние конкретной океанографической ситуации на состояние популяций планктона описывается оставшейся компонентой вариабельности интенсивности метаболизма организмов данной видовой принадлежности. Рассчитываются величины отклонений (в %) средних результатов за интервал времени Т экспериментов ($R'/W_{cp.}$), выполненных в различных узлах сетки станций, от средней по выделенному для всего полигона тренду за этот же интервал времени (R'/W_T), отнесенных к полученной «норме» для всей обследуемой акватории:

$$\Delta = (R'/W_{cp.} - R'/W_T) / R'/W_{100\%}. \quad (4)$$

Ряды величин отклонений от полученной «нормы», рассчитанные в узлах сетки станций, позволяют строить поля. Анализ и согласование таких полей – традиционная задача океанографии. Разработанный метод биологического мониторинга позволяет получать новую информацию, необходимую для объективной оценки состояния популяций массовых видов зоопланктона в естественных условиях и принятия обоснованных решений по оптимальному использованию акваторий.

В качестве примера использования метода на основании собственного массива данных (табл. 2) нами построены карты вариабельности уровня энергетического обмена личинок и половозрелых *M. leidyi* в сентябре 1992 г. (рисунок). Измерения были выполнены по материалам двух комплексных сезонных съемок (май, сентябрь) 1992 г. в северной части Черного моря (экономзоны Украины, России и Грузии). Методика экспериментов и расчета суточных изменений интенсивности дыхания подробно изложены в работе [4].

Результаты и обсуждение. Показатель степени v_1 в уравнении зависимости интен-

сивности дыхания мнемиописса от концентрации массы равен -0,56 [4, рис. 1], тогда как показатель v_2 степени в уравнении зависимости этой величины от индивидуальной массы тела гребневиков -0,02 [4, рис. 2 б]. В качестве опорной величины концентрации массы выбрана точка примерно в середине диапазона полученных в эксперименте значений $C_o = 100 \text{ мкг}\cdot\text{мл}^{-1}$, так как в середине области определения аргумента ошибка регрессионного описания зависимости наименьшая. Эти величины были использованы при нормировании результатов измерений и расчете суточного тренда интенсивности дыхания трех выделенных размерных групп животных: личинок (0,55-5 мм), взрослых (средний размер – 7,7-20 мм) и крупных особей (20-47 мм) (таблица 1). Особи с размерами от 5 до 7,7 мм не встречались в планктонных ловах.

В таблице 2 приводятся результаты расчета отклонений интенсивности обмена гребневиков по отношению к физиологической «норме» $R/W_{100\%}$, принятой за 100%. Номера станций с индексом «к» относятся к сентябрю, рейс НИСП «Э.Кренкель». Если на одной и той же станции было выполнено более одного эксперимента, при построении карт использовалось среднее из рассчитанных величин отклонений.

Физиологическая «норма» взрослых гребневиков (отклонения от «нормы», близкие к нулю) в сентябре наблюдалась в восточной части полигона, у крупных портовых городов кавказского побережья; в центральной части полигона напротив Ялты; на траверсе м. Луккул у Севастополя и в северо-западной части Черного моря на траверсе Одессы.

Повышенный уровень энергетического обмена (превышение физиологической «нормы» до 100%) – стрессовая реакция популяции гребневика – наблюдалась в акваториях, прилегающих к Керченскому проливу и Тамани и между Севастополем и Ялтой.

Пониженный уровень энергетического обмена (ниже физиологической «нормы» от 40 до 100%) – ингибирирование обмена животных – наблюдалось в окрестностях м. Тарханкут и на траверсе Феодосии.

Выявлено ингибирирование обмена у личинок мнемиописса на большей части полигона (пониженный до 80% уровень обмена). «Норма» выявлена в районе Сухуми и у Феодосии. Небольшая стрессовая реакция

Таблица 1 – Суточная изменчивость интенсивности энергетического обмена (R_T/W , мкг $O_2 \cdot mg$ сух. веса $^{-1} \cdot ч^{-1}$) гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* в северной части Черного моря в мае и сентябре 1992 г. при температуре 23°C

Вре- мя суток	Личинки, сухая масса тела ме- нее 0,5 мг. $W_{cp.} = 0,081$ мг				Взрослые гребневики, раз- мерная группа от 0,5 до 5 мг. $W_{cp.} = 2,099$ мг				Взрослые гребневики с массой тела более 5 мг. $W_{cp.} = 15,862$ мг			
	$R'/W_{cp.}$	n	σ	t_a	$R'/W_{cp.}$	n	σ	t_a	$R'/W_{cp.}$	n	σ	t_a
0	4,26	8	3,15	1,83	3,98	7	2,43	1,51	1,63	4	1,52	1,25
1	2,62	8	0,91	0,53	2,69	11	1,53	0,76	10,85	4	17,29	14,22
2	2,94	8	1,87	1,09	1,40	8	1,18	0,68	-	-	-	-
3	4,93	8	3,05	1,77	0,58	8	0,54	0,32	-	-	-	-
4	3,95	8	3,73	2,17	1,04	8	0,86	0,50	-	-	-	-
5	4,27	2	4,36	5,07	1,32	2	0,40	0,46	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	5,77	4	6,82	5,61	5,48	6	1,72	1,15	-	-	-	-
11	5,23	8	4,68	2,72	2,85	16	3,38	1,39	2,66	2	0,38	0,44
12	7,35	8	8,64	5,02	1,64	16	1,39	0,57	1,20	4	0,80	0,66
13	6,66	11	5,71	2,83	2,71	20	2,77	1,02	4,70	6	6,84	4,59
14	9,38	10	11,55	6,01	5,92	22	6,55	2,30	3,98	12	4,52	2,14
15	6,70	7	11,14	6,93	2,98	20	4,40	1,62	5,54	21	5,64	2,02
16	5,05	16	6,56	2,70	2,35	20	2,61	0,96	5,35	25	5,44	1,79
17	6,29	16	10,14	4,17	2,64	21	2,06	0,74	3,38	19	4,93	1,86
18	5,56	13	8,68	3,96	3,98	12	4,90	2,33	3,20	17	3,04	1,21
19	0,70	4	0,51	0,42	2,48	12	1,72	0,82	2,90	8	2,01	1,17
20	3,64	2	-	-	3,10	13	1,54	0,70	5,19	8	2,03	1,18
21	-	-	-	-	4,12	14	4,00	1,76	3,83	8	4,31	2,51
22	-	-	-	-	7,62	6	5,32	3,57	11,94	5	2,40	1,76
23	12,48	8	4,76	2,77	2,45	4	2,48	2,04	3,54	4	2,57	2,11
Сред- не суточ- ные велич- ины	5,77	149	7,10	0,96	3,01	246	3,49	0,37	4,56	147	5,18	0,70

*) n – объем выборки,

σ – среднеквадратичное отклонение,

t_a – доверительный интервал при 90%-ном уровне значимости.

личинок гребневика отмечена в акватории, прилегающей к Одессе (превышение «нормы» на 50%).

Детальный анализ полученных карт с использованием результатов гидрологических, гидрохимических, токсикологических и гидробиологических исследований будет выполнен нами в дальнейшем. Обратим

внимание только на то, что в работе [17] авторами отмечено, что наибольшая биомасса гребневика мнемиописса наблюдалась в районах моря, прилегающих к крупным портовым городам, где наблюдается высокое содержание взвешенной органики в воде. Это обстоятельство создает благоприятные для мнемиописса – неизбирательного фильтратора – условия питания. Именно в этих

Таблица 2 – Пространственная изменчивость уровня энергетического обмена гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* в северной части Черного моря в мае и сентябре 1992 г. при температуре 23°С

№ станции	Координаты		Время проведения экспериментов, Т	Средняя длина особей в опыте, мм	Средняя масса особей в опыте C_W , $\text{мг}^* \text{l}^{-1}$	Концентрация сухой массы в опыте C_W , $\text{мг}^* \text{l}^{-1}$	Средняя за время опыта скорость дыхания R_t , $\text{мкг} O_2^* \text{экз}^{-1} * \text{ч}^{-1}$	Интенсивность дыхания R/W , $\text{мкг} O_2 \text{мг сух. веса}^{-1} * \text{ч}^{-1}$	Интенсивность дыхания R/W , $\text{мкг} O_2 \text{мг сух. веса}^{-1} * \text{ч}^{-1}$ при переменной величине C_W	Средняя за время опыта по нормированной величине $C_W = 100 \text{ мкг}^* \text{l}^{-1} (R_o/W)$	Отклонение от «нормы» Δ , %	
	Широта, °N	Долгота, °O										
<i>Пичики, сухая масса тела менее 0,5 мг.</i> $W_{cp} = 0,081 \text{ мг}$. $R/W_{100\%} = 5,77 \text{ мкг } O_2^* \text{мг сух. веса}^{-1} * \text{ч}^{-1}$												
96 к	42,5	39	16 ⁰⁰ -23 ³⁰	2	0,04	60,7	0,1	2,56	1,94	1,96	4,25	-39,5
96 к	-" -	-" -	16 ⁰⁰ -19 ³⁰	3	0,18	139,0	0,33	1,88	2,26	2,22	4,4	-37,8
93 к	43,85	38,92	23 ⁰⁰ -5 ²⁰	0,55	0,003	5,4	0,01	27,47	4,77	5,10	5,06	11,8
93 к	-" -	-" -	23 ⁰⁰ -5 ¹⁵	0,5	0,003	24,4	0,04	8,38	3,80	4,06	5,06	-17,7
81 к	44,25	38	13 ¹⁵ -18 ³⁰	5	0,33	72,2	0,8	2,46	2,05	1,99	6,82	-83,7
21 к	43,5	35,02	10 ³⁰ -14 ¹⁵	2,5	0,02	23,8	0,14	5,73	2,56	2,63	6,88	-73,5
40,2 к	46	32,65	10 ³⁰ -14 ¹⁵	2	0,04	279,4	0,17	4,33	7,69	7,80	6,88	15,6
40,2 к	46	32,65	15 ¹⁵ -18 ³⁰	2	0,04	279,4	0,24	6,04	10,73	10,88	5,9	3,9
97 к	42,13	40	1 ¹⁵ -6 ⁰⁰	9	0,9	267,0	0,51	0,57	0,99	1,00	1,41	-13,6
97 к	-" -	-" -	1 ¹⁵ -5 ³⁰	9	0,9	217,0	0,46	0,51	0,79	0,80	1,41	-20,3
81 к	44,25	38	13 ¹⁵ -18 ³⁰	7,7	0,73	67,2	2,93	4,01	3,21	3,28	3,32	-1,0
81 к	-" -	-" -	13 ³⁰ -18 ³⁰	20	4,63	16,7	49,2	10,61	3,89	3,83	3,32	17,9
66,1 к	44,95	36,9	14 ³⁰ -22 ¹⁵	7	0,59	21,6	9,03	15,30	6,49	6,65	3,91	92,4
24 к	44,98	30,98	11 ⁰⁰ -21 ¹⁵	8,1	0,64	93,2	0,87	1,36	1,31	1,34	3,16	-60,5
21 к	43,5	35,02	10 ³⁰ -14 ¹⁵	7,7	0,55	106,0	0,94	1,73	1,79	1,84	3,72	-62,8
39 к	45,37	31,98	10 ³⁰ -18 ³⁰	16	4,1	328,0	3,28	0,8	1,56	1,54	3,39	-61,8
55 к	43,5	34	10 ³⁰ -13 ³⁰	15	3,12	46,5	1,5	4,81	3,13	3,11	3,17	-1,7
25	44,5	31,2	17 ⁵⁵ -22 ³⁰	13	2,28	100,0	3,74	1,64	1,64	1,64	3,96	-77,1
35	43,5	32	20 ¹⁵ -1 ³⁰	18	4,64	108,0	29	6,24	6,51	6,41	4,17	72,8
<i>Взрослые гребневики, размерная группа от 0,5 до 5 мг.</i> $W_{cp} = 2,099 \text{ мг}$. $R/W_{100\%} = 3,01 \text{ мкг } O_2^* \text{мг сух. веса}^{-1} * \text{ч}^{-1}$												
77 к	43,5	37	16 ⁰⁰ -18 ³⁰	2,3	7,4	178	10	1,36	1,88	1,91	3,96	-45,2
77 к	-" -	-" -	15 ⁵⁰ -18 ³⁵	27,5	8,22	132	41,6	5,06	5,91	5,99	4,37	35,1
77 к	-" -	-" -	17 ³⁰ -18 ³⁵	38	26,4	47,6	2,4	0,09	0,06	0,06	3,31	-71,3
65 к	44,8	35	14 ¹⁵ -18 ³⁵	47	37,6	69,2	2,52	0,07	0,06	0,06	4,29	-93,0
53,1 к	44,58	34,5	11 ¹⁵ -14 ¹⁵	17	5,31	105	0,71	0,13	0,13	0,14	3,14	-65,8
55 к	43,5	34	18 ³⁰ -21 ³⁰	38	1,36	25,4	1,83	0,13	0,06	0,06	3,78	-81,6
55 к	-" -	-" -	14 ³⁰ -16 ³⁵	27	1,12	22,5	1,02	0,09	0,14	0,14	4,96	-105,7
39 к	45,37	31,98	11 ³⁰ -18 ³⁰	26,5	17,7	278	0,97	0,05	0,09	0,09	3,83	-81,8
81	44,25	38	15 ⁰⁰ -16 ³⁵	37,5	23	6,5	1,74	0,08	0,02	0,02	5,45	-119,1
20,1	45,5	30	13 ⁰⁰ -16 ³⁰	25	9,49	71,6	0,9	0,09	0,07	0,08	4,89	-105,5
25	44,5	31,2	17 ⁵⁵ -22 ³⁵	32	16,26	122,9	1,34	0,08	0,09	0,09	5,41	-116,7
35	43,5	32	21 ³⁵ -1 ³⁰	30	14,13	109,8	1,21	0,09	0,09	0,10	5,86	-126,5

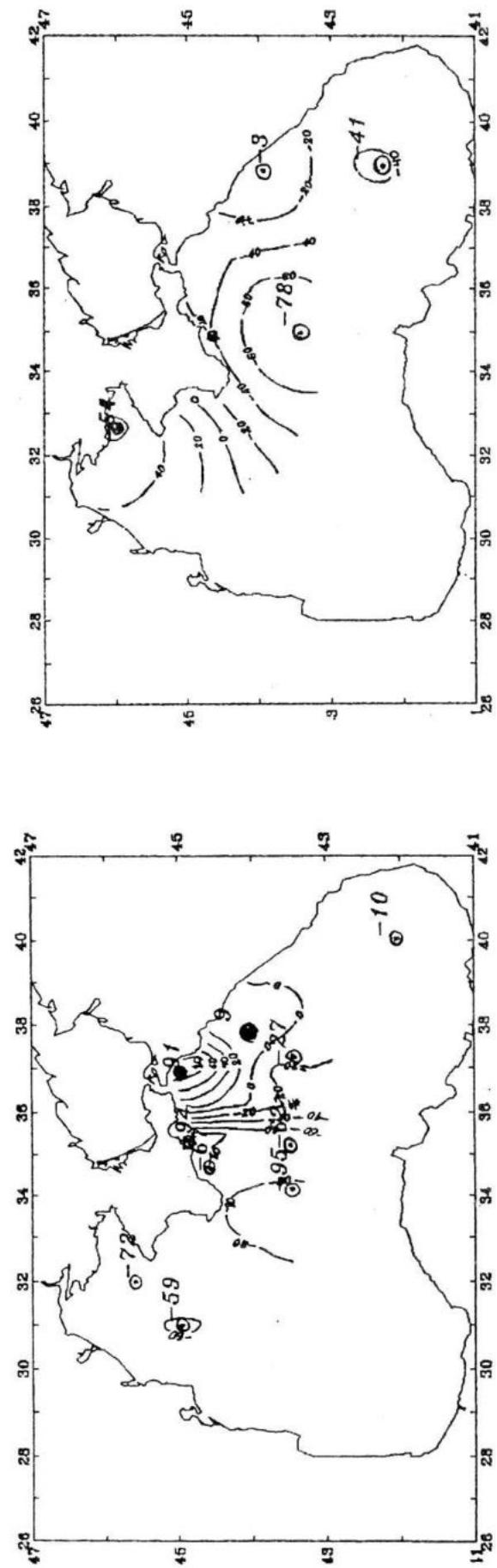


Рисунок - Пространственная изменчивость уровня энергетического обмена гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* в северной части Черного моря
в сентябре 1992 г. при температуре 23°C. А – взрослые гребневики, Б – личинки.

районах Черного моря отмечена нами физиологическая «норма» уровня энергетического обмена этого гребневика.

Выявляемая с помощью описанного выше метода пространственная изменчивость энергетического обмена у отдельных групп зоопланктона (гребневиков, копепод и т.п.) может служить показателем уровня ингибирующего влияния на них негативных факторов среды, в том числе загрязнения. Метод может быть полезен для оконтуривания границ воздействия поллютантов на гидробионтов.

ЛИТЕРАТУРА

1. И.В. Ивлева. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных.– Киев: Наук. думка, 1981.– 232 с.
2. Н.И. Минкина. Изучение динамики основного обмена планктонных животных из тропической части Индийского океана // Экологическая энергетика животных: Всесоюзн. совещание. – Сузdalь, 31 окт. – 3 ноябр. 1988г.:тез.докл.– Пущино, 1988. – С.111.
3. Н.И. Минкина, Е.В. Павлова. К вопросу о различии природных и лабораторных уровней дыхания у морских копепод //Экология моря.- 1992.– Вып. 40. – С.77–84.
4. Н.И. Минкина, Е.В. Павлова. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 1995. – Т.35, № 26. – С. 241–245.
5. Н.И. Минкина, Е.В. Павлова, Э.З. Самышев, А.Д. Гордина. Энергетический обмен икры, личинок и мальков черноморской камбалы калкан и его изменения в условиях загрязнения //Системы контроля окружающей среды. Методические, технические и программные средства: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2006. – С. 347–356.
6. Е.В. Павлова. Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов. – Киев: Наук. думка, 1987. – 208 с.
7. Е.В. Павлова, Н.И. Минкина. Результаты изучения дыхания и локомоции у планктонных организмов Чёрного моря в ИнБЮМ за последние 20 лет // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С.25–31.
8. Т.С. Петипа. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней // Структура и динамика водных сообществ и популяций. - Киев: Наук. думка, 1967. – С. 108–109.
9. А.Е. Попов. О связи интенсивности энергетического обмена водных организмов

с концентрацией их массы в условиях эксперимента // Экология морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1987. – С.98–104.

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

11. Э.З. Самышев, А.И. Лушов, В.С. Ефимов. Об изменении интенсивности обмена гидробионтов в процессе адаптации к условиям опыта (на примере *Idotea baltica basteri* из Черного моря) //Гидробиол. журн. – 1980. – Т.16, №6.– С.94–96.

12. Л.М. Сущеня. Интенсивность дыхания ракообразных. - Киев: Наук. думка, 1972.– 195 с.

13. К.М. Хайлов, А.Е. Попов. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. - 1983. – Вып. 15. – С. 3–15.

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

15. U. Båmstedt. ETS-activity as an estimator of respiratory rate of zooplankton populations. The significance of variations in environmental factors // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1980. – Vol. 42, N 2. – P. 267–283.

16. P.J.S. Boaden. Adaptation of intertidal sand meiofaunal oxygen uptake to temperature and population density // 22nd Eur. Mar. Biol. Symp. (Barcelona, Aug., 1987). - Sci. Mar., 1989. – Vol. 53, № 2-3. – P. 329–334.

17. A. Grishin, G. Daskalov, V. Shlyakhov, V. Mikhneva. Influence of gelatinous zooplankton on fish stocks in the Black sea: analysis of biological time-series //Mar. Ecol. Journ. – 2007. – Vol.6, N 2. – P. 367–370.

18. A.M. Hemmingsen. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution // Rep. Steno. memorial hospital Nordisk insulin lab. – Copenhagen, 1960. – Vol.9. – P. 7–110.

19. T. Ikeda. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton //Mar. Biol. – 1980. – Vol.58, № 4. – P.285–293.

20. N.I. Minkina, E.V. Pavlova, L.I. Sazhina. Diurnal rhythm on energy metabolism at different stages of development of *Calanus euxinus* and *Acartia clausi* from the Black Sea //Sixth Intern. Conf. on Copepoda. (Oldenburg-Bremerhaven, Germany, 29 July-3 Aug. 1996). – Oldenburg-Bremerhaven, 1996. - P. 81.