

УДК 596.2: 574. 583: 577. 1 (269)

ОРГАНИЧЕСКИЙ СОСТАВ САЛЬПЫ *SALPA THOMPSONI* FOXTON ИЗ РАЙОНА ЮЖНОЙ АТЛАНТИКИ

Б. Е. Аннинский, А.М. Щепкина

Институт биологии южных морей, пр. Нахимова 2, г. Севастополь
E-mail: Shulman@ibss.iuf.net, Anninsky@ibss.iuf.net

Реферат. В ходе работ по программе 7-ой Украинской антарктической экспедиции (9.03-19.03 2002 г.) были проведены исследования химического состава тела *Salpa thompsoni* Foxton – наиболее массового вида сальп Южного океана. При среднем содержании органического вещества в его составе равном $3,92 \pm 1,12$ мг/г, у этого вида отмечено преобладание белка (56,6%), субдоминирование углеводов (22,6%), меньшее количество липидов (11,5%) и аминокислот (9,3%). Расчетное содержание углерода в теле сальп составило $2,02 \pm 0,57$ мг/г. В липидах преобладали структурные фракции, доля триацилглицеринов и восков в сумме не превышала 36%. Содержание органического вещества и его компонентов уменьшалось с увеличением массы тела сальп. Доля резервных липидов была выше у крупных особей. Вариабельность по содержанию углерода и резервных липидов у *Salpa thompsoni* могла быть вызвана неоднородностью условий обитания, особенно проявляющейся в обеспеченности особей пищей.

Органічний склад сальпи *Salpa thompsoni* Foxton з району Південної Атлантики. Б.Є. Аннінський, А.М. Щепкіна

Реферат. Під час робіт за програмою 7-ої Української антарктичної експедиції (9.03-19.03 2002 р.) було досліджено хімічний склад тіла *Salpa thompsoni* Foxton – найбільш масового виду сальп Південного океану. При середньому вмісті органічної речовини в її складі $3,92 \pm 1,12$ мг/г, у цього виду відмічено перевагу білку (56,6%), субдомінування вуглецю (22,6%), меншу кількість ліпідів (11,5%) і амінокислот (9,3%). Розрахований вміст вуглецю у тілі сальп склав $2,02 \pm 0,57$ мг/г. В ліпідах переважали структурні фракції, доля триацилгліцеринів і воску в сумі не перевищувала 36%. Вміст органічної речовини та її компонентів зменшувався при збільшенні маси тіла сальп. Частка резервних ліпідів була вищою у великих особин. Варіабельність за складом вуглецю і резервних ліпідів у *Salpa thompsoni* могла спричинитись неоднорідністю умов проживання, яке особливо проявляється в забезпеченні особин їжею.

Organic matter composition of *Salpa thompsoni* Foxton from the region of the Southern Ocean by B.E. Anninsky, A.M. Shchepkina

Abstract The proximate chemical composition of *Salpa thompsoni* Foxton, the most mass salps species from the Southern Ocean, was analyzed during the 7-th Ukraine Antarctic expedition (9.03 - 19.03 2002). At the average organic matter content equaled to $3,92 \pm 1,12$ mg/g, its composition was predominated by protein (56,6%), followed by carbohydrate (22,6%), lipids (11,5%) and aminoacids (9,3%). Calculated carbon content amounted to $2,02 \pm 0,57$ mg/g of wet mass. Structural lipid fractions were predominated in the total lipids, the share of triacylglycerides and wax did not exceed 36%. The specific organic matter content, as well as its main compounds, successively decreased with increasing of wet mass in the salps. Part of store lipids was higher in large size specimens. Carbon and store lipids variability in the chemical composition of *Salpa thompsoni* could be depended on heterogeneity of environmental conditions, especially in the animal food supply.

Key words: *Salpa thompsoni*, proximate chemical composition, carbon, condition.

1. Введение

В морях Антарктики сальпы являются доминирующим компонентом пелагических экосистем. Относясь по типу питания к фильтраторам и достигая биомасс, иногда многократно превышающих биомассу криля, они способны существенно влиять на баланс органической взвеси в водной толще, создавая этим специфическую среду обитания для многих планктонных организмов и рыб. При этом, служа пищей, по крайней мере, для 47 видов рыб, сальпы не являются туиковым звеном в системе трофических связей (Heron et al., 1988).

Salpa thompsoni Foxton - наиболее массовый вид сальп Южного океана. В районах скоплений ее биомасса может достигать более 10 г/м^3 (Самышев, 2000). За счет высокой трофической активности и плодовитости именно этой сальпы в антарктическом регионе

нередко происходят значительные изменения всей структуры планктонного сообщества и, прежде всего, страдает популяция криля (Loeb et al., 1997; Perissinotto and Pachmov., 1998).

Количественная оценка влияния *S. thompsoni* на пелагические экосистемы затруднена из-за слабой эколого-физиологической изученности данного вида. Проведенные исследования были большей частью сконцентрированы на определении дыхания и питания особей (Alkariz et al., 1998; Минкина, 2000), а сведения по органическому составу тела немногочисленны (Omori et al., 1984). В настоящей работе предпринята попытка анализа химического состава *S. thompsoni* для оценки калорийности, содержания углерода и органического вещества в теле.

2. Материалы и методы исследований

Материал для исследования был собран на НИС “Горизонт” в период 9.03 - 19.03 2002 г. на 7-ми станциях в проливе Брансфилда (рис. 1).

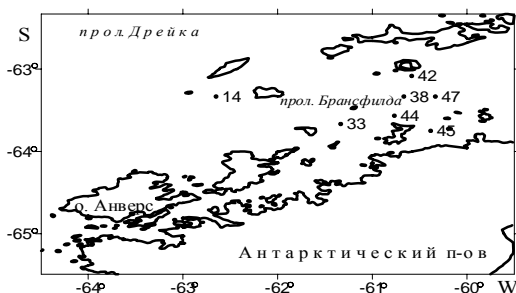


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Цифрами обозначены номера станций.

Салпы отлавливали сетью ДжОМ с глубинных горизонтов, а при наличии особей или колоний у поверхности их ловили планктонным сачком. В районе исследований было обнаружено 2 вида салпы: *S. thompsoni* Foxton и салпа неясной систематической принадлежности (*Ichlea racovitsi*?). Подавляющее количество отобранных для биохимических анализов особей (60) принадлежало к *S. thompsoni* (колониальные формы). 7 особей другого вида (эмбрионоподобной формы тела, длиной 26 мм и индивидуальной массой 0,54 г), которых в дальнейшем мы обозначим как *S. sp.*, были отловлены с глубины 470 - 710 м на ст. 33 (63° 40' S - 61° 20' W). Всего, удалось собрать и зафиксировать 62 пробы салпы. Некоторые особенности исходного материала, используемого для биохимических анализов, приведены в табл. 1.

Таблица 1. Детали отбора проб и линейно-весовые параметры анализируемых особей *Salpa thompsoni* Foxton (НИС “Горизонт” 9.03 - 17.03 2002 г.).

Станция	Глубина, м	Кол-во проб	Длина тела, мм	Масса тела, г	Орудие лова
14	100-200	2	29-58	1,0-5,5	ДжОМ
33	470-710	3	87-90	13,1 -14,3	ДжОМ
38	225-500	1	72	7,0	ДжОМ
	0-28	3	68-82	6,9-12,7	ДжОМ, Сачок
42	0-633	11	40-45	1,1-2,0	ДжОМ
44	0-2	5	65-80	5,7-9,1	Сачок
45	0-750	20	52-79	3,8-9,8	ДжОМ
47	0-2	15	57-90	5,8-10,2	Сачок

Для анализов использовали свеживыловленных живых особей, не имеющих повреждений. После измерения длины (включая рострум) и взвешивания, салпы немедленно замораживали целиком и хранили при температуре -15°C, -17°C в плотно закрытых бумажках. Все особи *S. thompsoni* были зафиксированы и позже проанализированы индивидуально. Особи *S. sp.*, вследствие небольшой массы тела, были объединены по 3 и 4 экземпляра в пробе. В

замороженном состоянии пробы хранили в течение 10-15 суток. После чего их измельчали и из свежееоттаявшего гомогената дозатором отбирали аликвоты объемом 0,2-0,5 мл (0,2 -0,5 г) отдельно для определения белка, липидов, углеводов и аминокислот. Белок фиксировали растворами либо ТХУ в конечной концентрации 3%, либо 80% этанолом. Липиды экстрагировали смесью Фолча (хлороформ – метанол, 2:1). Углеводы и аминокислоты извлекали из гомогенатов 80% этанолом.

Содержание белка, липидов, углеводов и аминокислот количественно оценивали по общепринятым колориметрическим методикам. Белок определяли по методу Лоури (Hartree, 1972); аминокислоты (нингидрин положительные соединения) – по методу Починка (стандарт – D,L- α -аланин) (Кузьменко, 1975); углеводы – по методу Дюбуа (Dubois et al., 1956) (стандарт – D – глюкоза), липиды - по методу Аменты (Amenta, 1964) (стандарт – триолеин / холестерин 1/ 1). Фракционный состав липидов анализировали методом ТСХ на пластинах "Silufol" с последующей денситометрией (Копытов, 1983).

Содержание органического вещества в теле салп рассчитывали по сумме вышеуказанных составляющих. Для оценки калорийности использовали стандартные энергетические эквиваленты: 5,65 кал/мг – для белка; 9,45 кал/мг – липидов и 4,1 кал/мг – углеводов (Omori and Ikeda, 1984). Коэффициенты, используемые для определения углерода в органическом веществе (0,51 для белка, 0,69 для липидов и 0,44 для углеводов), были взяты из этой же работы.

3. Результаты и обсуждение

Линейно-весовая зависимость. Между длиной (L, мм) и массой тела (W, г) *S. thompsoni* наблюдалось следующее соотношение: $W = 6.34 \times 10^{-5} L^{2.74}$ (N = 60; r = 0.94) (рис. 2).

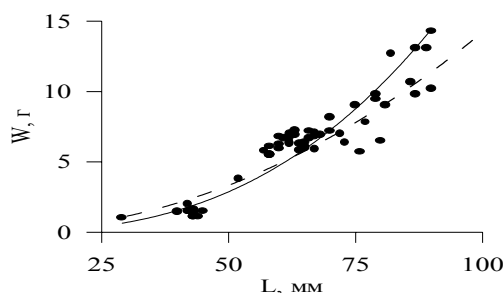


Рис. 2. Соотношение между общей длиной (L, мм) и массой тела (W, г) у *Salpa thompsoni* Foxton. Пунктиром показана зависимость, полученная Минкиной (2000).

Полученные данные хорошо согласуются с размерно-весовыми характеристиками салп, найденными ранее (Минкина, 2000). По-видимому, не имеет особого смысла существующая в литературе дискуссия (Heron et al., 1988) – ближе к двум или трем должна быть величина углового коэффициента в линейно-весовых уравнениях для салп. Значение коэффициента, рассчитанного нами для *S. thompsoni* (2,74), может говорить о том, что в ходе роста, у колониальных форм данного вида, масса тела возрастает чуть медленнее общей длины.

Общий химический состав. Результаты анализа общего химического состава тела двух видов салп приведены в табл. 2. У обоих видов салп белок был преобладающей органической фракцией, составляющей около 57-67% от общего содержания органического вещества в теле особей. Доля свободных аминокислот у этих салп также оказалась довольно значительной (5-9%), что в целом согласуется с результатами расчетов (Clarke et al., 1992) по которым до 12-30% от общего содержания азота у желетелых животных может быть небелкового происхождения. Не исключено, что вклад аминокислот пока не учитывается в должной мере. Другая интересная особенность химического состава исследованных салп – удивительно высокое содержание углеводов в теле. Их количество приблизительно в 2 раза превышает содержание общих липидов. В большинстве случаев для желетелого планктона отмечалось обратное, либо еще большее преобладание липидов.

В целом, даже при относительно низком органическом вкладе белка и более высоком – углеводов, полученные данные по химическому составу тела салп сопоставимы с известными

оценками для других видов Tunicata. Так, согласно (Madin et al., 1981), у 3-х видов салп при содержании органического вещества в пределах 2-4 мг/г, доля белка в органическом составе была равной 77-83%, липидов – 6-10% и углеводов – 8-14%. Содержание органического вещества у последнего вида может достигать 7 мг/г, а у *Thalia democratica* – даже 25-30 мг/г (Heron et al., 1988). Примечательно также, что, в отличие от типичного для планктона порядка доминирования органических компонентов в теле (белки - липиды - углеводы), именно у салп удельный вклад углеводов нередко оказывался больше липидного (Madin et al., 1981).

Это могло быть обусловлено различными причинами. Во-первых, высоким содержанием в их теле так называемого туницина – структурного углевода, образующего комплексные соединения с белками. Во-вторых, особенно большими запасами гликогена у этих организмов. Наконец, при оценке углеводов у *S. thompsoni* могло иметь значение преимущественно растительное (водоросли, ВОВ) содержимое желудков у исследуемых особей.

Таблица 2. Содержание органического вещества и его состав в теле 2-х видов салп из района пролива Брансфилда

Вид	Органические компоненты	Содержание в сыром в-ве, мг/г ($\pm\sigma$)	Содержание в органическом в-ве, %	N
<i>S. thompsoni</i>	Органическое в-во	3,92 \pm 1,12	–	60
	Белок	2,22 \pm 0,72	56,6	60
	Аминокислоты	0,37 \pm 0,15	9,3	60
	Углеводы	0,89 \pm 0,27	22,6	60
	Липиды	0,45 \pm 0,13	11,5	60
<i>S. sp.</i>	Органическое в-во	9,46 - 10,10	–	2
	Белок	6,02 - 6,77	63,6 - 67,1	2
	Аминокислоты	0,45 - 0,82	4,7 - 8,1	2
	Углеводы	1,92 - 1,95	19,3 - 20,3	2
	Липиды	0,56 - 1,08	5,5 - 11,4	2

Низкое содержание липидов указывает на то, что салпы, в отличие от планктонных рачков, не способны запасать эти соединения в большом объеме. Действительно, по нашим данным (табл. 3) содержание резервных липидов (триацилглицеринов и восков) у *S. thompsoni* обычно находилось на довольно низком уровне (в среднем 16% от суммы липидов) и только иногда достигало 36%.

Таблица 3. Фракционный состав липидов в теле салп из района пролива Брансфилда (% суммы липидов $\pm \delta$)

Компонент	<i>S. thompsoni</i>		<i>S. sp.</i>	
	%	N	%	N
Фосфолипиды	25,3 \pm 5,3	30	23,8	1
Стерины	18,4 \pm 2,4	30	17,9	1
НЛФ *)	32,2 \pm 4,9	30	42,5	1
Триацилглицерины	11,6 \pm 6,1	30	0,5	1
Эфиры стерин и воска	4,1 \pm 4,9	30	1,2	1
Минорные фракции	8,4 \pm 3,5	30	14,1	1

*) Неидентифицированная липидная фракция

Для *S. sp.* содержание резервных липидов получено близким к 2%. На долю структурных липидов (фосфолипидов и стерин) у обоих видов приходилось 43%. Хотя находящаяся по R_f между стеринами и триацилглицеринами фракция липидов не была идентифицирована, она изменялась параллельно содержанию структурных липидов и, вероятно, также образована ими.

Содержание углерода. Сведения по органическому составу салп немногочисленны и в большинстве случаев сводятся к оценкам содержания в теле углерода или азота. Для сравнения

наши данные также целесообразно пересчитать на углерод. Известно, что доля углерода в органическом веществе изменяется в зависимости от его состава; наиболее высока она для липидов (0,69-0,78), меньше для белка (0,44-0,53) и углеводов (0,4-0,44). (Omori and Ikeda, 1984; Clarke et al., 1992). Коэффициенты, используемые в различных работах, не унифицированы (например, для белка указываются значения: 0,44, 0,45, 0,51, 0,52, 0,53), и только за счет этого расхождения итоговых оценок по $C_{орг}$ могут составлять 20%. Мы в своих расчетах ориентировались на средний уровень значений. Данные по содержанию углерода в теле исследуемых видов и сведения по другим видам салп представлены в табл. 4

Таблица 4. Содержание углерода в теле салп.

Вид	C, мг/г сырого в-ва	N	Автор
<i>I. racovitsi</i> *)	2,18	-	(Omori, Ikeda, 1984)
<i>Pegea confoederata</i> **)	2,88	5	(Madin et al. 1981)
Salpae	3,66	-	(Curl, 1961)
<i>S. fusiformis</i>	5,61	10	(Clarke et al., 1992)
<i>S. sp.</i>	4,88 - 5,12	2	Наши данные
<i>S. maxima</i> **)	4,19	1	(Madin et al. 1981)
<i>S. thompsoni</i> *)	0,94	-	(Omori, Ikeda, 1984)
<i>S. thompsoni</i>	2,02 ± 0,57	59	Наши данные
<i>Thalia democratica</i>	14,40	-	(Heron et al., 1988)

*) Принимая долю сухого вещества 2% (Самышев, 2000а)

***) Принимая долю сухого вещества 4% (Curl, 1961)

Согласно гипотетическим оценкам, содержание $C_{орг}$ в сыром веществе *S. thompsoni* составляло 1,74 мг/г (Минкина, 2000), либо - 1,62 мг/г (Самышев, 2000).

Относительно низкие значения по углероду для *S. thompsoni* по сравнению с другими видами салп возможно обусловлены значительным объемом воды в полости тела этого вида. Собственно тело салп органически плотнее и может содержать в 2 раза большее количество $C_{орг}$. Соответствующие данные подробно анализируются для *T. democratica* (Heron et al., 1988).

Калорийность. Существует тесная связь между содержанием органического вещества в теле и его калорийностью. Калорийность тела салп нетрудно рассчитать с учетом известных энергетических эквивалентов (Omori et al., 1984). Калорийность сырого вещества для *S. thompsoni* и *S. sp.* получена равной 22.5 ± 6.3 кал/г и $54.6 - 56.2$ кал/г, соответственно.

Содержание органического вещества и масса тела особей. Из приведенных выше данных следует, что вариабельность содержания органического вещества и углерода в теле, а также его калорийности для *S. thompsoni* достигает в среднем 28%. Соответственно, различия между отдельными определениями могут быть почти двукратными. Для других видов салп также была отмечена значительная вариабельность аналогичных данных. Считается, что она обусловлена следующими факторами: 1) объемом и составом пищи в желудках анализируемых особей; 2) степенью развития туники и ее выростов; 3) включением в расчеты одиночных эмбриональных форм (Madin et al. 1981).

Специфическое влияние массы и размеров тела также может быть одной из основных причин вариабельности химического состава. В частности, мелкие особи *S. thompsoni* в расчете на 1 г сырой массы обычно имели более высокое содержание органического вещества и его компонентов, чем более крупные (рис. 3). В среднем, в исследованном весовом диапазоне салп 1,0-14,3 г возможны 1,5-2 кратные различия по содержанию в теле основных органических фракций и органическому веществу в целом. *S. thompsoni* в этом отношении не является уникальной. Хотя для других видов в отдельных случаях не было получено аналогичной зависимости (Madin et al., 1981), обращает внимание следующее. Если для салп в линейно-весовых уравнениях величина углового коэффициента составляет 2-3 (Heron et al., 1988) и между удельным содержанием углерода и массой тела нет зависимости, то угловая константа регрессий, связывающих содержание углерода в теле и длину тела салп, также должна быть равной 2-3. Однако в среднем эта величина для 11-ти видов салп оказалась значительно ниже: в случае колониальных форм – 1,78; и одиночных – 1,49 (Madin et al., 1981).

Следовательно, между массой тела салпы и относительным содержанием в нем углерода можно предположить наличие зависимости, причем более сильной у одиночных форм особей.

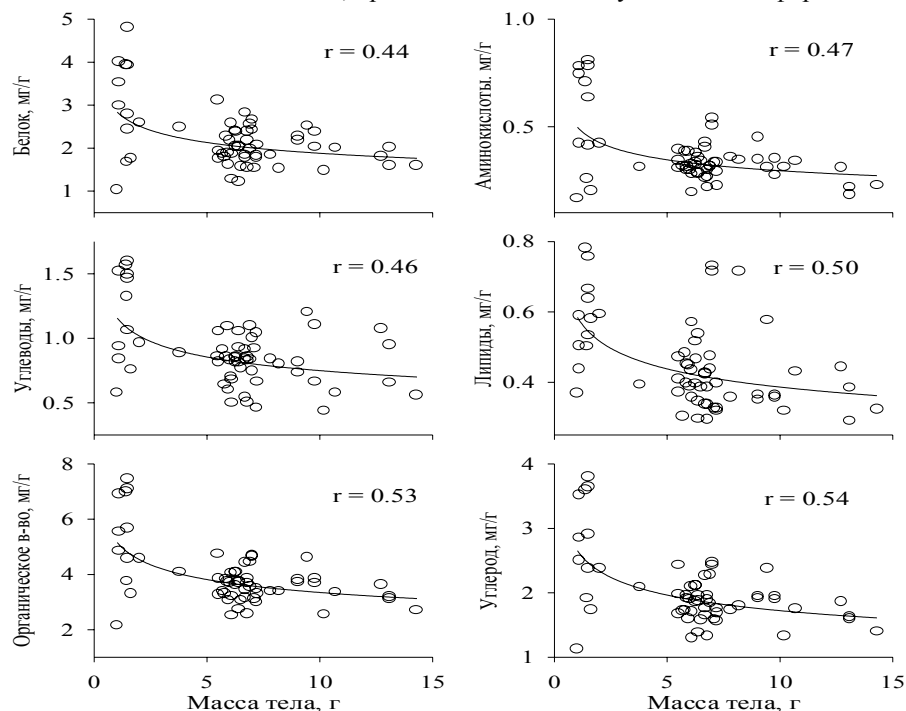


Рис. 3. Содержание органического вещества и его основных компонентов в теле *Salpa thompsoni* Foxton из района пролива Брансфилда.

Увеличение обводненности салпы в процессе роста следует считать благоприобретенным качеством, облегчающим их питание при сравнительно невысоком для большой сырой массы уровне метаболизма. Кроме того, такая морфологическая особенность тела может иметь значение для плавучести, осмотической регуляции и защиты от хищников (Larson, 1986).

Состояние салпы в районе пролива Брансфилда. Поскольку обеспеченность пищей *S. thompsoni* в исследуемых районах акватории пролива Брансфилда могла быть различной, это не могло не отразиться на содержании органического вещества и углерода в теле салпы (табл. 5).

Таблица 5. Содержание органического вещества и углерода в теле *S. thompsoni* из различных районов обитания

Станция	W, г	Органическое в-во, мг/г	C, мг/г	C, мг/г *)	N
14	1,0 - 5,5	2,16 - 3,26	1,13 - 1,67	1,20	2
33	13,7 ± 1,0	3,01 ± 0,26	1,54 ± 0,13	1,80	3
38	9,0 ± 2,7	4,36 ± 0,49	2,25 ± 0,27	2,43	4
42	1,4 ± 0,3	5,53 ± 1,44	2,84 ± 0,72	2,16	11
44	6,2 ± 0,4	3,57 ± 0,43	1,84 ± 0,23	1,85	4
45	6,6 ± 1,1	3,58 ± 0,58	1,83 ± 0,29	1,87	20
47	7,7 ± 1,7	3,53 ± 0,49	1,83 ± 0,25	1,92	15

*) Для особей со средней фиксированной массой тела 6 г

Наиболее высоким оно было на станциях 38, 42. Станции 33, 44, 45, 47 по этим показателям соответствуют среднему уровню значений, а станция 14 – минимальным величинам. Поскольку, как было показано выше, рассматриваемые показатели зависят от массы тела, мы приводим также расчетное, гипотетическое содержание углерода (C, мг/г*) для особей с фиксированной средней массой 6 г. Такое преобразование (с использованием

уравнения $C = 2.664 W^{-0.189}$, $r = 0.54$) существенно не меняет сделанных выводов. Хотя можно добавить, что на станции 47, близко расположенной к станциям 38, 42 содержание углерода в теле салпы было также наиболее близким уровню максимальных значений. Вероятно, трофические условия обитания салпы на станциях 38, 42 (и в меньшей мере на станции 47) в период сбора материала были наиболее благоприятными.

Необходимо отметить, что вышерассмотренные показатели (органическое вещество и углерод) могут свидетельствовать как о состоянии самих особей, так и о наполненности их желудков. Чтобы определить, насколько высокое содержание углерода в теле связано с состоянием салпы, рассмотрим также их липидный состав. В этой связи особый интерес представляет соотношение между резервными и структурными фракциями липидов. Сальпы, не испытывающие дефицита пищи, имеют большие возможности для создания энергетических резервов в сравнении с голодающими особями. Следовательно, при обеспеченном питании содержание резервных липидов в теле этих животных следует ожидать более высоким, чем в обедненных условиях. Данные по запасам резервных липидов (триацилглицеринов и восков) у *S. thompsoni* в исследуемом районе Антарктики представлены в табл. 6.

Таблица 6. Содержание резервных липидов в теле *S. thompsoni* из различных районов обитания в проливе Брансфилда (% общих липидов)

Станция	W, г	Резервные липиды, %	Резервные липиды*), %	N
14	1,0 - 5,5	3,3 - 5,1	5,1 - 10,8	2
33	13,7 ± 1,0	26,8 ± 12,8	15,3 ± 10,6	3
38	6,9 - 12,7	20,9 - 31,5	19,3 - 23,5	2
42	1,4 ± 0,2	11,9 ± 4,2	18,1 ± 4,2	8
44	5,7	6,6	7,1	1
45	6,5 ± 1,8	16,0 ± 6,7	15,4 ± 7,8	7
47	8,9 ± 1,6	19,0 ± 9,6	15,5 ± 8,4	7

*) Для особей со средней фиксированной массой тела 6 г

Согласно полученным данным, содержание резервных липидов в теле салпы значительно различалось по станциям. Однако было замечено, что в определенной мере эти различия обусловлены индивидуальной массой анализируемых особей. Сальпы, имеющие большую массу тела имели в составе липидов большее количество триацилглицеринов и восков. У мелких салпы в липидах преобладали структурные фракции (фосфолипиды, стеринны) (рис. 4).

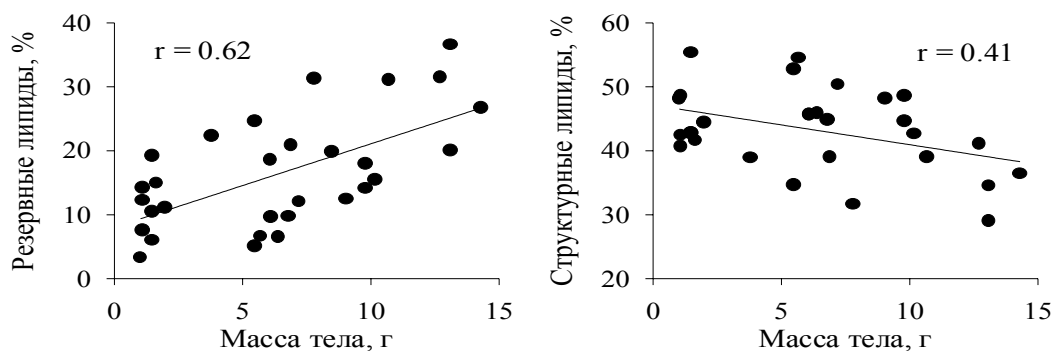


Рис. 4. Содержание резервных и структурных фракций липидов в теле особей *Salpa thompsoni* Foxton с различной массой из района пролива Брансфилда (% общих липидов).

Чтобы нивелировать вклад массы тела при анализе содержания резервных липидов у салпы на исследуемых станциях, были рассчитаны гипотетические величины, характеризующие запасы этих липидов в теле одноразмерных животных ($W = 6$ г). Расчеты проводились согласно уравнению ($r = 0.62$): $W_1 = 1.306 W + 8.05$, в котором W_1 - содержание резервных липидов (%); и W - масса тела салпы. По этим расчетам, наиболее высокое

содержание резервных липидов в теле *S. thompsoni* наблюдалось на станциях 38, 42. Средний уровень липидных запасов отмечен у салп на станциях 33, 45, 47, и самое низкое их содержание - на станциях 14, 44. Очевидно, что за исключением станции 44, распределение салп по уровню накопления резервных липидов получено таким же, как по углероду и органическому веществу. Другими словами, особи с высоким содержанием углерода и органического вещества имели также более значительные запасы резервных липидов в теле. При низком содержании углерода и органического вещества, в липидах салп возрастал вклад структурных фракций.

Таким образом, физиологическое состояние салп в исследуемом регионе Антарктики отличалось неоднородностью. Лучшим оно было южнее о. Десепшен (ст. 38, 42) и хуже - с удалением от этого района. Можно предположить, что к осени 2002 г. для *S. thompsoni* в данном районе сложились особенно благоприятные условия существования и прежде всего - по обеспеченности салп пищей.

Литература

Копытов Ю. П. Новый вариант тонкослойной хроматографии липидов и углеводов // Экология моря. - 1983. - Вып. 17. - С. 76-80.

Кузьменко М.И. Определение аминного азота нингидриновым реактивом нового состава // Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. - Киев: Наук. думка, 1975. - С. 116-118.

Минкина Н.И. Интенсивность обмена *Salpa thompsoni* Foxton // Бюл. Укр. антарк. центр. - 2000. - Вып. 3. - С. 241-245.

Самышев Э.З. Салпы в АЧА: состав, обилие, распределение // Бюл. Укр. антарк. центр. - 2000. - Вып. 3. - С. 237-240.

Alcaraz M., Saiz E., Fernandez J.A. et al. Antarctic zooplankton metabolism: Carbon requirements and ammonium excretion of salps and crustacean zooplankton in the vicinity of the Bransfield Strait during January 1994 // J. Mar. Sys. - 1998. - Vol. 17, N1-4. - P. 347-359.

Amenta J.S. A rapid chemical method for quantification of lipids separated by thinlayer chromatography // J. Lipid Res. - 1964. - Vol. 5, N3. - P. 270-273.

Clarke A., Holmes L.J., Gore D.J. Proximate and elemental composition of gelatinous zooplankton from the Southern Ocean // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1992. - Vol. 155. - P. 55-68.

Curl H. Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels in continental shelf waters south of New York // Rapp. Proc.- Verb. Cons. Int. Explor. Mer. - 1962. - Vol. 153. - P. 183-199.

Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances // Anal. Chem. - 1956. - Vol. 28. - P. 350-356.

Hartree E.F. Determination of protein: a modification of the Lowry method that gives a linear photometric response. - 1972. - Vol. 48. - P. 422-427.

Heron A.C., McWilliam P.S., DalPont G. Length-weight relation in *Thalia democratica* and potential of salps as a source of food // Mar. Ecol. Prog. Ser.- 1988. - Vol. 42. - P. 125-132.

Larson R.J. Water content, organic content and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1986. - Vol. 99, N2. - P.107-120.

Loeb V., Siegel V., Holm-Hansen O. et al. Effects of sea-ice extent and krill or salps dominance on the Antarctic food web // Nature. - 1997. - Vol. 387. - P. 897-900.

Madin L.P., Cetta C.M., McAlister V.L. Elemental and biochemical composition of salps (Tunicata: Thaliacea) // Mar. Biol. - 1981. - Vol. 63. - P. 217-226.

Omori M.S., Ikeda T. Methods in Marine Zooplankton Ecology. A Wiley-interscience publication John Wiley & Sons: New York, 1984. - 332 p.

Perissinotto M., Pachomov E.A. The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem // J. Mar. Sys. - 1998. - Vol. 17, N 1-4. - P. 361-374.