

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203—4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



33

1989

РЕЗУЛЬТАТЫ СОВЕТСКО-ФРАНЦУЗСКИХ ЭКСПЕДИЦИЙ НА НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ»

УДК 595 34:591.1(267)

Р. ГОДИ, Ж. БУШЕ ДЫХАНИЕ, ВЫДЕЛЕНИЕ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ ЭНЗИМАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВЕСЛОНОГИХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТРАТЕГИИ ИХ ПИТАНИЯ

Введение. Веслоногие ввиду значительности их роли в пелагической трофической сети океанов явились объектом многочисленных работ, касавшихся качественных и количественных аспектов их питания [10, 25]. С целью определения степени растительной или плотоядности копепод были использованы различные подходы, а именно: морфологическое изучение ротовых конечностей [1, 4, 21, 36, и др.], исследование содержимого желудка [17, 28], проведение опытов с определенным видом корма [2, 14, 15, 19, 29, 30, 35, и др.] или расчет активности пищеварительных ферментов [7, 12]. Основываясь на совокупности полученных результатов, можно предположить, что рацион веслоногих очень разнообразен (растительная, плотоядная, всеядная, детритоядная), и определенно отнести один вид к определенному типу питания затруднительно, так как большинство видов периодически или постоянно являются всеядными. Расчет интенсивности метаболизма у видов (дыхание и выделение) позволяет получить информацию о природе окисляемого субстрата в момент отлова веслоногих или после более или менее длительного их голодания. Определение соотношений «кислород—азот» или «кислород—фосфор» является с этой точки зрения очень полезным, так как данные величины зависят от природы окисляемого субстрата — белковой (О : N понижено) липидной или углеводной (О : N повышено). Величина, близкая к 17, обычно рассматривается как показатель субстрата, близкого по составу к органической взвеси морской воды [31].

В период экспедиции нис «Профессор Водяницкий» в экваториальной зоне Индийского океана мы получили возможность провести исследование дыхания, выделения и энзиматической пищеварительной активности основных видов веслоногих, отловленных в поверхностных и подповерхностных водах вблизи 50° в. д. Мы приводим здесь некоторые результаты исследований, выполненных, в частности, с целью определить: 1) являются ли показатели метаболизма О : N и О : Р и соотношение активности амилазы и трипсина (А : Т) неодинаковыми у разных видов; 2) какими могут быть эти соотношения и какова значимость этих биохимических показателей в зависимости от пищевой стратегии вида.

Материалы и методы. Веслоногих, предназначенных для опытов, отбирали из ловушек и либо обрабатывали немедленно (ферментативная активность), либо помещали в экспериментальные сосуды (метаболическая активность) на период не менее 1 ч. С наиболее распространенным *Scolecithrix danae* опыты проводили как со свежееотловленными особями, так и с экземплярами, содержавшимися 1—4 дня в условиях контролируемого питания: голодание, питание культурами водорослей (*Phaeodactylum tricornutus*, *Gymnodinium Lanskaaya*) или смешанное питание, включавшее в себя те же водоросли и органический детрит (убитые мелкие веслоногие), причем рационы двух последних типов обеспечивала на борту Т. Павловская.

Определенное количество особей (от 1 до 20, в зависимости от их

размера) помещали в сосуды с 125 мл отфильтрованной морской воды с добавкой смеси пенициллин — стрептомицин ($50 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) для предотвращения бактериального роста. После примерно 24-часового инкубирования определяли концентрации кислорода, аммонийного азота и неорганического фосфора, затем путем сопоставления с контролем рассчитывали метаболическую активность. Растворенный кислород измеряли полярографически (электрод Кларка). Аммонийный азот определяли по методу Королева [22], а неорганический фосфор — по методу Стрикленда и Парсонса [34]. Метаболические показатели пересчитывали на особь в единицах сухой массы, причем последнюю рассчитывали из уравнения «размер — масса», установленного по обезвоженному материалу, фиксированному формалином. Поскольку фиксация приводит к занижению массы примерно на 20%, полученное соотношение «размер — масса» уточняли путем взвешивания живых особей *S. danae*.

Определение активности пищеварительных ферментов (амилазы и трипсина) проводили на группах, включавших в зависимости от вида от 2 до 70 особей, растертых на холоде и сохраняемых до анализа при -20°C , в соответствии с методикой Самена и др. [32]. Ферментативную активность выражали в расчете на единицу массы растворимых белков, определявшейся одновременно.

Результаты. Влияние температуры на уровень метаболизма. У всех изученных видов температура оказывала четкое влияние на показатели дыхания и выделения, что в отношении дыхания демонстрирует рис. 1. Для тех видов, с которыми проводилась основная часть экспериментов, показатель Q_{10} равнялся в среднем 2 при температуре от 20 до $28,5^\circ\text{C}$, что соответствует термическому перепаду между поверхностными и подповерхностными (порядка 100 м) водами и придает неко-

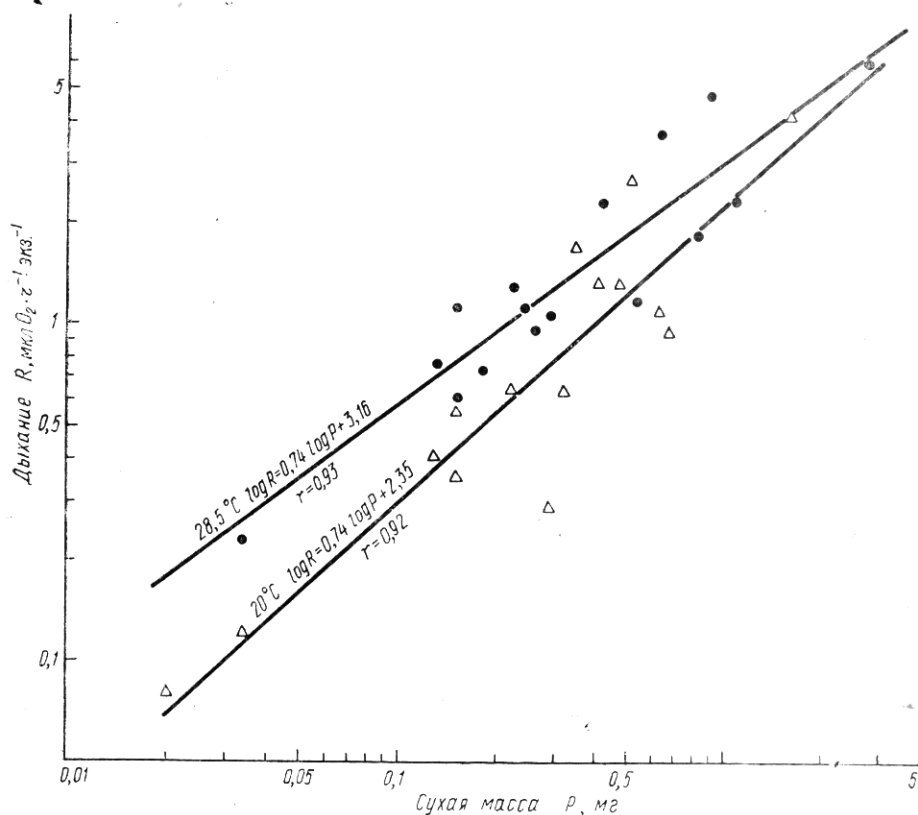


Рис. 1. Соотношение дыхания в расчете на особь и сухой массы у различных видов веслоногих при 20 и $28,5^\circ\text{C}$. Каждая точка представляет собой единичное или усредненное значение для изучаемого вида (в соответствии с табл. 2)

Таблица 1. Соотношения между показателями метаболизма и сухой массой веслоногих при двух температурах (параметры уравнения регрессии $\log M = a \cdot \log P + \log B$, коэффициент корреляции r и число наблюдений n)

Показатель метаболизма	$T, ^\circ\text{C}$	a	$\log B$	r	n
Дыхание, мкл $\text{O}_2 \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	20	0,88	2,35	0,92	16
	28,5	0,74	3,16	0,93	16
Выделение аммонийного азота, мкг $\cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	20	0,74	0,22	0,90	16
	28,5	0,71	0,50	0,84	16
Выделение неорганического фосфора, мкг $\cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	20	0,92	0,08	0,88	16
	28,5	0,78	0,17	0,89	13

торую эвритермность этим видам, вынужденным мигрировать в слои воды с иными термическими характеристиками [16].

Отношение показателей метаболизма особи (M) к сухой массе (P) соответствует показателю мощности, которое может быть представлено графически исходя из формулы $\log M = a \cdot \log P + \log B$. Вели-

Таблица 2. Оценка показателей метаболизма (дыхание и выделение азота и фосфорные единицы или усредненные $\pm S$; число измере-

Вид	Длина, мм	Сухая масса, мг	Температура, $^\circ\text{C}$	Дыхание, мкл $\cdot \text{O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$	
				1 экз.	1 мг
<i>Candacia pachydaetyla</i>	2,02	0,18	28,5	$0,74 \pm 0,29$ (4)	$4,21 \pm 1,68$ (4)
<i>Pontella fera</i>	2,20	0,15	28,5	$0,61 \pm 0,11$ (8)	$4,13 \pm 0,71$ (8)
			20	$0,36 \pm 0,07$ (3)	$2,89 \pm 0,49$ (3)
<i>Scolecithrix bradyi</i>	1,68	0,13	28,5	$0,77 \pm 0,16$ (12)	$5,94 \pm 1,32$ (12)
			20	$0,41 \pm 0,05$ (3)	$3,21 \pm 0,48$ (3)
<i>Undinula darwini</i>	2,32	0,15	28,5	$1,13 \pm 0,06$ (3)	$7,48 \pm 0,42$ (3)
			20	$0,56 \pm 0,05$ (6)	$2,87 \pm 0,33$ (6)
<i>Euchaeta marina</i>	2,40	0,22	28,5	$1,30 \pm 0,13$ (3)	$5,86 \pm 0,71$ (3)
			20	$0,64 \pm 0,07$ (3)	$2,87 \pm 0,26$ (3)
<i>Temora discaudata</i>	1,20	0,034	28,5	$0,23 \pm 0,08$ (4)	$6,71 \pm 3,33$ (4)
			20	$0,12$ (1)	$3,53$ (1)
<i>Calanus robustior</i>	2,88	0,32	20	0,64	2,00
<i>Eucalanus attenuatus</i>	2,76	0,29	28,5	1,09	3,68
<i>Euchirella</i> sp.	2,40	0,26	28,5	0,99	3,80
	3,06	0,41	20	1,36	3,31
<i>Euchirella bitumida</i>	3,88	0,82	28,5	1,91	2,33
	4,88	0,89	28,5	4,88	5,48
<i>E. intermedia</i>	2,84	0,29	20	0,29	1,00
<i>Euchaeta spinosa</i>	3,68	0,62	28,5	3,71	5,99
	3,17	0,43	28,5	2,39	5,61
<i>E. acuta</i>	3,60	0,47	20	1,34	2,83
	3,56	0,51	20	2,77	5,40
<i>Undeuchaeta intermedia</i>	3,33	0,67	20	0,97	1,45
<i>U. major</i>	3,40	0,62	20	1,10	1,77
<i>Chirundina streetsi</i>	3,84	0,83	20	1,99	2,40
<i>Pleuromamma xiphias</i>	3,28	0,24	28,5	1,14	4,82
<i>P. abdominalis</i>	3,37	0,35	20	1,73	4,93
<i>Arietellus plumifer</i>	4,30	1,53	20	4,29	2,81
<i>Pontella</i> sp.	3,22	0,53	28,5	1,20	2,26
	3,96	1,06	28,5	2,40	2,26
<i>P. atlantica</i>	4,88	2,72	28,5	6,17	2,27
<i>Oncaea venusta</i>	0,82	0,02	20	0,08	3,56

чина a варьирует (в зависимости от изучаемого параметра и температуры) между крайними значениями — от 0,71 до 0,92 (табл. 1). Эти значения заключены между $2/3$ (0,66) — показателем метаболизма, пропорциональным поверхности тела [5], и 1,0 — показателем, пропорциональным массе тела, и согласуются с результатами, обычно приводимыми в литературе для мезо-зоопланктона. У трех рассмотренных уровней метаболизма различия величины наклона графика зависят от температуры и более явные в интервале от 20 до 28,5 °C.

Сходные различия были выявлены и ранее [10, 16, 18]. Они, по-видимому, свидетельствуют о наличии различий энзиматической регуляции метаболических процессов в зависимости от температуры, но это явление трудно интерпретировать как видовое преимущество (адаптация к температуре) или как физиологический стресс. Не выявлено существенных различий между соотношением $O:N$ и $O:P$ в зависимости от температуры у тех видов, для которых выполнялась статистическая обработка. Поэтому ниже мы анализировали и обсуждали совокупность результатов по этим показателям без учета термических условий.

фора) и соотношения $O:N$, $O:P$ и $N:P$ у различных видов веслоногих (результаты ний указано в скобках; nd — не определено)

Выделение, мкг·г ⁻¹ ·экз. ⁻¹		$O:N$	$O:P$	$N:P$
азота ($N:NH_3$)	фосфора ($P:PO_4$)			
0,152±0,033 (4)	0,0475±0,0152 (4)	6,59±2,57 (4)	36,16± 9,77 (4)	6,32±3,27 (4)
0,159±0,054 (8)	0,0246±0,0090 (8)	6,01±2,65 (11)	73,28±21,23 (11)	12,35±5,25 (11)
0,056±0,015 (3)	0,0176±0,0055 (3)			
0,099±0,039 (12)	0,0206±0,0023 (12)	9,37±1,72 (15)	110,30±30,72 (15)	11,87±3,07 (15)
0,054±0,010 (3)	0,0141±0,0034 (3)			
0,137±0,029 (3)	0,0441±0,0062 (3)	11,29±2,33 (7)	72,41±10,58 (9)	6,97±1,09 (7)
0,052±0,012 (4)	0,0208±0,00650 (6)			
0,131±0,041 (3)	0,0523±0,0101 (3)	12,80±3,98 (5)	64,27±18,95 (5)	5,40±2,57 (5)
0,073±0,043 (2)	0,0302±0,0190 (2)			
0,020±0,006 (4)	0,0102±0,0032 (4)	13,96±2,28 (5)	75,07±12,13 (5)	4,99±0,68 (5)
0,010 (1)	0,0035 (1)			
0,219	0,0620	3,66	29,61	8,09
0,307	nd	4,44	nd	nd
0,296	0,1439	4,17	19,62	4,71
0,124	0,0664	13,65	58,45	4,28
0,248	0,1358	9,64	111,61	11,57
0,626	0,3490	9,74	39,83	4,09
0,060	0,0284	5,98	28,99	4,84
0,187	nd	24,82	nd	nd
0,417	0,0627	7,16	108,79	15,19
0,085	0,0637	19,75	60,13	3,20
0,121	0,0266	28,64	296,89	10,37
0,140	0,0467	8,69	59,53	6,86
0,129	0,0520	10,64	60,29	5,67
0,096	0,0965	26,00	58,96	2,27
0,523	0,0893	2,71	36,37	13,14
0,172	0,0221	12,57	223,18	17,75
0,488	0,0299	11,06	410,04	37,04
0,347	nd	4,32	nd	nd
0,462	0,134	6,50	51,02	7,85
0,690	0,230	11,17	76,53	6,85
0,017	0,0009	5,89	261,89	44,46

Таблица 3. Метод SNK: классификация видов в зависимости от значимости различий между показателями $O:N$

Вид	Соотношение $O:N$					
	P. f. 6,01 (n=11)	C. p. 6,59 (n=4)	S. d. 9,37 (n=15)	U. d. 11,29 (n=7)	E. m. 12,80 (n=5)	T. d. 13,96 (n=5)
Pontella fera (P. f.)						
Candacia pachydactyla (C. p.)	0,494 ^{ns}					
Scolecithrix danae (S. d.)	3,227 ⁺⁺	2,782 ⁺				
Undinula darwini (U. d.)	5,455 ⁺⁺	4,960 ⁺⁺	2,178 ⁺			
Euchaeta marina (E. m.)	5,644 ⁺⁺	5,150 ⁺⁺	2,367 ⁺	0,578 ^{ns}		
Temora discaudata (T. d.)	7,872 ⁺⁺	7,377 ⁺⁺	4,950 ⁺⁺	2,806 ^{ns}	2,277 ^{ns}	

Примечание: n — число измерений; (+) — различия значимы при $P=0,05$; ns — различия не значимы при $P=0,05$.

Сравнение показателей $O:N$ и $O:P$ у представителей разных видов. В табл. 2 представлены результаты, полученные как в повторных опытах (предназначенных для сравнительных проб), так и в отдельных экспериментах, проведенных на более редких видах.

Средние значения $O:N$ у наиболее массовых видов находятся между величинами 5,79 и 14,92. Несколько более высокие значения отмечены у относительно редких видов (*Euchirella bitumida*, *Euchaeta acuta*, *Undeuchaeta major*). В порядке увеличения показателя $O:N$ наиболее изученные виды расположились следующим образом: *Pontella fera*, *Candacia pachydactyla*, *Scolecithrix bradyi*, *Undinula darwini*, *Euchaeta marina* и *Temora discaudata*. Различия средних определялись методом SNK (Student — Newman — Keuls) [33]. Согласно табл. 3 средние показатели у *P. fera* и *C. pachydactyla* существенно не различаются, но отличаются от показателей всех остальных видов. Средние величины у *E. marina*, *U. darwini* и *T. discaudata* значимо не различаются, но отличаются от показателей остальных видов. *S. danae* занимает особое положение: его показатель $O:N$ значимо отличается от показателей видов более низкого или более высокого ранга.

Величины показателя $O:P$ у наиболее массовых видов располагаются между 36,16 и 110,3. В порядке возрастания показателя виды можно расположить следующим образом: *C. pachydactyla*, *E. marina*, *P. fera*, *T. discaudata* и *S. bradyi*. Верхняя граница у *C. pachydactyla* ниже, чем у других видов, но метод SNK не позволяет выявить значимость этих различий вследствие значительной вариабельности результатов повторных опытов. Среди относительно редких видов наиболее низкий показатель зафиксирован у *Calanus robustior*. Столь же невысокие величины обнаружены у *Undeuchaeta* (2 вида), *Pleuromamma xiphius*, *Euchirella intermedia* и *Euchirella sp.*, тогда как у *P. abdominalis* и *E. attenuatus* показатель превышал 223.

Показатель $N:P$ находился у лучше изученных видов в пределах 5,48 и 12,35, причем в порядке возрастания его величины виды расположились следующим образом: *T. discaudata*, *E. marina*, *C. pachydactyla*, *U. darwini*, *S. bradyi* и *P. fera*, однако различия между показателями оказались не значимыми по тем же причинам, на которые указывалось выше. Для остальных видов интервал варьирования показателей шире, некоторые из величин явно превышают другие (табл. 2).

Сравнение специфических энзиматических активностей (амилаза и трипсин) у разных видов. В табл. 4 приведены величины энзиматической активности, определенные непосредственно после отлова. Все виды проявляют энзиматическую активность обоих типов, но с разной интенсивностью и с более или менее выраженной вариабельностью. Например, *S. danae* проявляет широкий диапазон активности трипсина в разных экспериментах.

Как следует из рис. 2, можно выделить по соотношению $A:T$ группу, включающую *C. pachydactyla*, *S. danae* и *O. venusta*, у которых

Таблица 4. Удельная активность амилазы (А) и трипсина (Т), содержание растворимых белков и соотношение активностей А:Т у ряда видов веслоногих (среднее арифметическое $\pm S$ и число измерений n ; U — единица превращенного субстрата)

Вид	Энзиматическая активность				
	А : Р (U мг ⁻¹ · P · 10 ⁻¹)	Т : Р (мкг · мг ⁻¹ · P)	Р (мг · экз. ⁻¹)	А : Т (U мкг ⁻¹ · 10 ⁻²)	n
<i>Candacia pachydactyla</i>	0,37 $\pm$ 0,47	2,87 $\pm$ 1,91	1,17 $\pm$ 0,49	1,20 $\pm$ 1,91	7
<i>Scolecithrix danae</i>	0,50 $\pm$ 0,36	8,99 $\pm$ 2,80	1,80 $\pm$ 0,36	0,58 $\pm$ 0,48	17
<i>Undinula darwini</i>	6,04 $\pm$ 1,87	7,15 $\pm$ 1,49	1,65 $\pm$ 0,67	8,67 $\pm$ 2,88	15
<i>Euchaeta marina</i>	1,91 $\pm$ 0,79	3,21 $\pm$ 2,37	1,76 $\pm$ 0,22	7,35 $\pm$ 4,01	9
<i>Temora discaudata</i>	3,65 $\pm$ 0,95	4,56 $\pm$ 1,29	0,59 $\pm$ 0,09	8,31 $\pm$ 2,74	7
<i>Eucalanus</i> sp.	0,35 $\pm$ 0,11	1,56 $\pm$ 0,35	0,74 $\pm$ 0,04	2,36 $\pm$ 1,24	2
<i>Eucalanus attenuatus</i>	4,23 $\pm$ 1,22	13,56 $\pm$ 0,87	3,88 $\pm$ 0,29	3,10 $\pm$ 0,70	2
<i>Euchirella</i> sp.	0,65 $\pm$ 0,04	2,89 $\pm$ 2,26	4,64 $\pm$ 1,25	3,29 $\pm$ 2,70	2
<i>Undeuchaeta intermedia</i>	1,32	2,86	10,50	4,63	1
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2,64 $\pm$ 2,41	3,39 $\pm$ 0,62	2,72 $\pm$ 0,64	8,57 $\pm$ 8,59	2
<i>Oncaea venusta</i>	0,88 $\pm$ 0,62	2,41 $\pm$ 0,84	0,38 $\pm$ 0,12	4,18 $\pm$ 2,66	5

это отношение невелико, и группу, включающую *U. darwini*, *E. marina* и *T. discaudata*, где величина соотношения А:Т повышена. В первой группе, таким образом, катаболизм ориентирован прежде всего на белки, тогда как во второй белки используются в той же мере, как и другие пищевые вещества. У остальных видов, за исключением *E. acuta*, энзиматическая активность невелика.

Соотношения между показателями О: N, О: Р, энзиматической активностью и условиями питания *Scolecithrix danae*. Этот вид, очень многочисленный и активный в отобранных пробах, был использован в качестве объекта исследования в более продолжительных опытах, выполненных на борту с применением разных пищевых режимов (голодание, фитопланктон, смешанный корм). Получаемые показатели сравнивали с величинами, установленными на особях того же вида непосредственно после отлова, т. е. на тех, которые получали в предшествующий период питание, обозначенное нами как «естественное» (рис. 3).

Соотношение О: N не зависит от типа питания, а его средние значения, полученные по прошествии 2 и 3 дней, очень близки к показателям, полученным в первый день. Показатели дыхания сами по себе довольно постоянны в естественных условиях, при голодании и растительном питании (от 0,77 до 0,80 мкл O₂ на особь в 1 ч) и лишь слегка снижаются при смешанном питании (0,69 мкл). Напротив, соотношение О: Р существенно варьирует в зависимости от условий питания. По сравнению с особями, получавшими «естественное» питание (О: Р = 110,3), показатели при питании водорослями ниже (89,6), тогда как в условиях голодания или при смешанном питании эти величины возрастают. При растительном рационе соотношение О: Р к третьему дню эксперимента заметно повышается, как и при голодании, когда его величина утраивается на второй день, свидетельствуя об очень слабом выделении фосфора. В последнем случае между вторым и третьим днями животные гибнут, что не позволяло продлить опыт.

В ходе тех же экспериментов амилазная активность *S. danae* оставалась очень низкой на протяжении всех 3 дней опыта вне зависимости от условий питания, тогда как трипсиновая активность со временем возрастала, но только в условиях смешанного питания, что, по-видимому, свидетельствует о более эффективном использовании животной части выдаваемого корма [6].

Обсуждение. В противоположность соотношению О: N, довольно стабильному у данного вида, соотношение О: Р проявляет значительную вариабельность. Это является результатом более высокой мобильности переноса фосфора в организмах [8] и его большей зависимости от характера пищи в период, предшествующий анализу [23]. Об этом же свидетельствуют результаты выполненных на борту экспериментов с

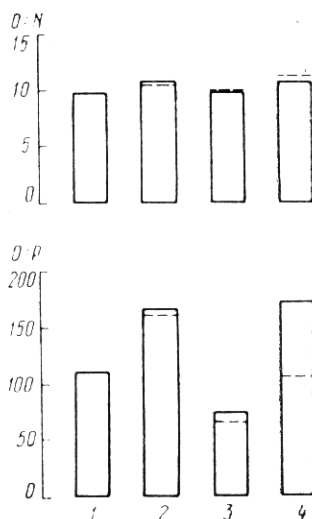
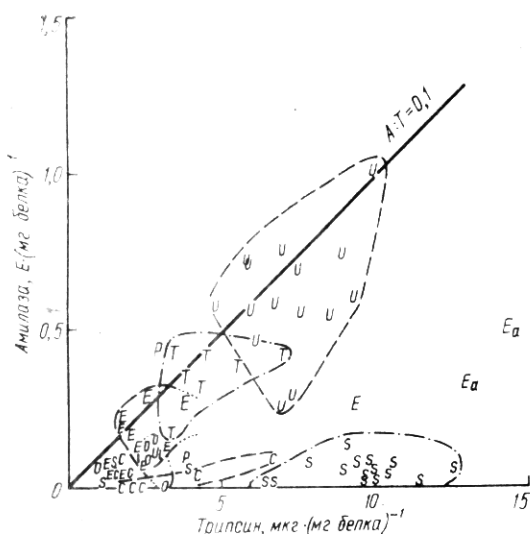


Рис. 2. Соотношения между специфическими активностями амилазы и трипсина у разных видов веслоногих:

S — *Scolecithrix danae*; U — *Undinula darwini*; C — *Candacia pachyactyla*; P — *Pleuromamma* sp.; O — *Oncaea venusta*; Ui — *Undeuchaeta intermedia*; T — *Temora discaudata*; E — *Euchaeta marina*; Ea — *Euchaeta acuta*

Рис. 3. Соотношения O:N и O:P у особей *Scolecithrix danae*, используемых в опыте сразу после их отлова в природной среде (1) или выдержанных 2—3 дня в условиях голодания (4), при растительном корме (3) или при смешанном питании (2) (средние величины за 2—3 дня; пунктиром обозначены величины, полученные через день)

S. danae, получавшим различный корм. Напротив, показатель O:N и соотношение активностей A:T могут характеризовать различные виды или группы видов в соответствии с их способностью переваривать белки или углеводы. Для многих видов отмечается удовлетворительная согласованность между соотношениями A:T и O:N, а именно: чем больше выводится азота (O:N имеет небольшую величину), тем выше активность трипсина по сравнению с амилазой. Тем не менее нельзя установить прямую связь этих результатов с характером питания, поскольку белки, которые в основном характерны для питания хищников, присутствуют также в растительном корме и используются растительноядными. С другой стороны, на уровень активности фермента влияют различные факторы (сезонная акклиматизация, количество доступного корма, длительность нахождения пищи в кишечнике и т. п.) [27], так что трудно ожидать прямой связи между наблюдаемой энзиматической активностью и энергией, полученной за счет белков или за счет углеводов. Определенные колебания соотношения O:N часто связаны с пищевой стратегией вида в зависимости от фитопланктонного цикла. Так, виды рода *Calanus*, склонные к прерывистому питанию и запасанию жировых веществ в зависимости от обилия фитопланктона, проявляют более значительные вариации O:N, чем виды *Metridia* или *Pareuchaeta*, которые более склонны к плотоядности, поэтому менее зависимы от растений и не имеют липидных резервов [11].

Дополнительным средством уточнения взаимоотношений между метаболическими, ферментными показателями и природой питания могут служить исследования алиментарной этиологии *in vitro*, а также способ, основанный на исследовании ротовых конечностей, участвующих в захвате пищи. Изучение строения мандибулярной пластинки представляется с этой точки зрения многообещающим.

Итох [21], изучив большое число видов веслоногих, определил показатель резания («краевой индекс», «эдж-индекс»), основываясь на числе и высоте зубцов. Этот показатель невелик (< 500) у растительноядных организмов, превышает 900 у хищников и имеет промежуточ-

Таблица 5. Сопоставление величин показателя резания («эдж-индекс»), доли использования в питании корма животного происхождения [30] и соотношений О : N и А : Т у некоторых видов веслоногих; (+) — результат Петипа [30], полученный для родственного вида *C. aethiopica*

Вид	«Эдж-индекс» [21]	Доля животного пищи, % погло- щенного корма [30]	О : N	А : Т
<i>Undinula darwini</i>	340	51	11,29	8,67
<i>Temora discaudata</i>	500	—	13,96	8,31
<i>Scolecithrix danae</i>	570	—	9,37	0,58
<i>Euchaeta marina</i>	750	91	12,80	7,35
<i>Pontella fera</i>	810	—	6,01	—
<i>Candacia pachydactyla</i>	2360	90 (+)	6,59	1,20
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	—	82	12,57	8,57
<i>Oncaea venusta</i>	—	74	5,89	4,18

ное значение у всеядных. В табл. 5 сопоставлена информация, полученная на подопытных видах по этому показателю, по соотношениям О : N и А : Т, а также по результатам исследования питания *in vitro*, полученным Петипа [30] и относящимся к тропическому океаническому региону. Анализ этих результатов показывает, что физиологические значения О : N и А : Т связаны между собой, как показано выше; они связаны также с величиной показателя резания и со способностью видов использовать пищу животного происхождения. Например, низкие величины соотношения О : N у *P. fera* и *C. pachydactyla* близки к теоретическому минимуму для режима протид. *Candacia* также демонстрирует низкую величину соотношения А : Т вследствие слабой амилазной активности.

Эти 2 вида имеют высокое значение «эдж-индекса», что указывает на отчетливую адаптированность их мандибул к захвату добычи, что у *C. pachydactyla* подтверждается явным предпочтением добычи животного происхождения. *O. venusta* также показала низкие значения соотношений А : Т и О : N в сочетании с довольно развитой способностью к захвату добычи. Напротив, показатель О : N у *U. darwini*, *T. discaudata* и *E. marina* повышен, хотя и не превосходит 17 — величины, соответствующей питанию, сбалансированному по белкам, липидам и углеводам. Индекс А : Т у этих видов также повышен и свидетельствует о равной способности к перевариванию белков и углеводов. Показатели «эдж-индекса» у *U. darwini* и *T. discaudata* более низки и располагаются в зоне растительности или на границе между растительностью и плотоядностью [21]. *U. darwini* более приспособлена к потреблению растительного корма, как свидетельствуют данные Петипа [30]. *T. stylifera* — вид, очень близкий к виду *T. discaudata*, считается всеядным, но предпочитая растительную пищу [29].

Положение *E. marina* особое: в целом рассматриваемая как хищный вид (в частности, по морфологии ротовых конечностей, приспособленных к захватыванию добычи [21], она действительно предпочитает пищу с преобладанием животных компонентов, о чем свидетельствуют эксперименты, представленные в табл. 5. Однако для региона Тихого океана (апвеллинг), по данным Петипа [30], напротив, водоросли или бактерии составляют 99% ее рациона [30]. Пищевое поведение, таким образом, зависит от природы доступного корма: наличие всеядности подтверждается, кроме того, средним значением, «эдж-индекса» и показателями соотношений О : N и А : Т, свидетельствующими об одинаковой приспособленности к перевариванию как белков, так и крахмала. *S. danae*, по данным Арашкевич [4], принадлежит к семейству типичных всеядных, на что указывают размер «эдж-индекса» и средний уровень соотношения О : N. Напротив, величина его соотношения А : Т невелика вследствие низкой активности амилазы и высокой, хотя и переменчивой, активности трипсина, что предполагает использование корма, бедного

углеводами и богатыми белками, такого, каким является животная пища. Опыты, проведенные на борту судна с видом, в условиях контролируемого питания, показали, что качество его не влияет на соотношение $O:N$, тогда как $O:P$ сильно зависит от этого показателя значительно повышаясь при растительном питании или в процессе голодания. Относительное постоянство соотношения $O:N$ уже отмечалось у всеядных тропических зоопланктонтов, содержащихся в условиях разного характера питания [11, 13] или при непродолжительном голодании [23].

Мейзо [25] показал на *Calanus finmarchicus*, что соотношение $O:N$ мало варьирует на протяжении 6 дней голодания, затем увеличиваются колебания его величины, свидетельствующие о чередовании периодов катаболизма липидных резервов, тогда как строго хищные формы (*Sagitta setosa*) используют при голодании преимущественно белки своего тела. *S. danae* прибегает к этому типу катаболизма в случае голодания или неадекватного питания (например, после двухдневного пребывания в культуре водорослей). Колебания величины соотношения $O:P$, зависящие от продолжительности эксперимента, также отмечены на веслоногих [19, 20, 24]. Выделение фосфора, сильно зависящее от продолжительности голодания, коррелирует с более быстрым круговоротом этого элемента в организме по сравнению с азотом [24]. При растительном характере питания его значительное выделение может объясняться либо нарушением равновесия, связанным с неадекватностью питания (стресс), аналогичным наблюдавшемуся [19] у хрупких и поврежденных животных форм, либо более высоким содержанием фосфора в водорослях, вследствие чего и выведение фосфора должно быть более значительным, чем при питании животных пищей, чтобы сохранить постоянство своего химического состава, тогда как азот является лимитирующим фактором [24].

Павловская и Морозова [3] в ходе опытов показали, что гликогенные резервы *S. danae* уменьшаются наполовину при растительном питании, тогда как при животном или смешанном рационе содержание гликогена в организме значительно возрастает, что указывает на низкую усвояемость растительной части рациона и, напротив, на хорошее усвоение пищи животного происхождения. Эти результаты согласуются с данными, полученными при изучении энзиматической активности, а именно ограниченной активностью амилазы в разных трофических условиях и заметном возрастании активности трипсина при смешанном характере питания. Этот факт в сочетании с вариацией активности трипсина в естественной среде указывает на то, что интенсивность белкового питания *S. danae* тесно связана с обилием корма. Этот вид, по-видимому, имеет небольшие липидные резервы, как и другие веслоногие, пищевая стратегия которых состоит в преимущественной ориентации на животную, а не на растительную пищу [11, 13].

Хотя у многих видов веслоногих наблюдается хорошая согласованность между показателями $O:N$ и $A:T$, соотношение $A:T$ у *S. danae* имеет низкую величину при среднем уровне соотношения $O:N$. Это расхождение может создаваться за счет более высокой физиологической активности данного вида в изучавшемся секторе океана, которая особенно проявляется в вариациях активности трипсина, и за счет различий в методике при расчете показателей $O:N$ (требующих продолжительности опыта 24 ч) и $A:T$ (измерения производятся немедленно). Как видно, величина соотношения $O:N$ довольно стабильна в условиях питания и голодания, причем потребность в белке в последнем случае удовлетворяется, по-видимому, за счет использования структурных протеинов. Возможно, что выделение азота в течение 24 ч оценивается заниженно при условии что катаболизм белков происходит очень быстро. На это указывает высокая триптическая активность данного вида. В будущем, с появлением более совершенных методов исследования, это следует уточнить. Несмотря на подобные ограничения, представляется, что одновременный анализ различных физиологических и этологи-

ческих показателей, связанных с использованием корма (индексы метаболизма, энзиматическая активность, вариации биохимического состава, поведение в условиях контролируемого режима), представляет собой многообещающий подход, позволяющий достичь лучшего понимания роли исследованных видов в пелагической пищевой сети.

1. Беклемишев К. В. К анатомии жевательного аппарата копепод. Сообщ. 2. Жующий край мандибул у некоторых Calanidae и Eucalanidae // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1959. — 30. — С. 148—155.
2. Павловская Т. В., Аболмасова Г. И. Энергетический баланс у массовых видов ракообразных Индийского океана // Экология моря. — 1981. — Вып. 5. — С. 65—76.
3. Павловская Т. В., Морозова А. Л. Изучение энергетического баланса и динамики гликогена у *Scolecithrix danae* (Lubbock) в условиях различных режимов питания // Там же. — С. 76—82.
4. Arashkevich Ys. G. The food and feeding of copepods in the Northwestern Pacific // Oceanology. — 1969. — N 9. — P. 695—709.
5. Bertalanffy L. von. Metabolic types and growth types // Amer. Nat. — 1951. — 85. — P. 111—117.
6. Boucher J. Exemples d'application des mesures d'activité enzymatique à l'étude de la croissance et de la nutrition du zooplancton // Production primaire et secondaire; Colloque Franco—Soviétique, Station marine d'Endoume. Publ. Cent. Natn. Exploit. Océans (ser. Act. Colloques). — 1980. — 10. — P. 91—104.
7. Boucher J., Laurec J., Samain J. F., Smith S. L. Etude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles, par la mesure des activités enzymatiques digestives // Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp. — 1975. — Vol. 2. — P. 85—110.
8. Butler E. I., Corner E. D. S., Marshall S. M. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea-area // J. Mar. Biol. Ass. U. K. — 1970. — 50. — P. 525—560.
9. Champalbert G., Gaudy R. Etude de la respiration chez des copépodes de niveaux bathymétriques variés dans la région sud-marocaine et canarienne // Mar. Biol. — 1972. — 12. — P. 159—169.
10. Conover R. J. Feeding interactions in the pelagic zone // Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer. — 1978. — 173. — P. 66—76.
11. Conover R. J., Corner E. D. S. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles // J. Mar. Biol. Ass. U. K. — 1968. — 48. — P. 49—75.
12. Conover R. J., Mayzaud P. Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential food supply // Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp. — 1975. — Vol. 2. — P. 151—163.
13. Corner E. D. S., Cowey C. B., Marshall S. M. On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus* // J. mar. Biol. Ass. U. K. — 1965. — 45. — P. 429—442.
14. Fernandez F. Metabolismo y alimentacion en copepodos planctonicos del Mediterraneo: respuesta a la temperatura // Investigacion pesq. — 1978. — 42. — P. 97—139.
15. Gaudy R. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions // Mar. Biol. — 1974. — 25. — P. 125—141.
16. Gaudy R. Etude de la respiration chez des copépodes pélagiques méditerranéens (bassin occidental et mer Ionienne) et de ses variations en fonction de la bathymétrie des espèces et de leur origine géographique // Ibid. — 1975. — 29. — P. 109—118.
17. Harding G. C. H. The food of deep-sea copepods // J. Mar. Biol. Ass. U. K. — 1974. — 54. — P. 141—155.
18. Ikeda T. Nutritional ecology of marine zooplankton // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1974. — 22. — P. 1—97.
19. Ikeda T. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton maintained under fed and starved conditions // Mar. Biol. — 1977. — 41. — P. 251—252.
20. Ikeda T., Skjoldal H. R. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. VI. Changes in physiological activities and biochemical components of *Acetes sibogae australis* and *Acartia australis* after capture // Ibid. — 1980. — 58. — P. 285—293.
21. Itoh K. A consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1970. — 17. — P. 1—10.
22. Koroleff F. Direct determination of ammonia in natural water as indophenol blue // Int. Counc. Explor. Sea Comm. meet. (hydrography Comm.). — 1966. — 9. — P. 1—6.
23. Le Borgne R. P. Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. III. Respiration et excretion d'azote et de phosphore du zooplancton // Cah. O. R. S. T. O. M. Sér. océanogr. — 1977. — 15. — P. 349—362.
24. Le Borgne R. P. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results // J. exp. mar. Biol. Ecol. — 1979. — 37. — P. 127—137.

25. Marshall S. M. Respiration and feeding in copepods // *Ad. mar. Biol.* — 1973. — 11. — P. 57—120.
26. Mayzaud P. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species // *Mar. Biol.* — 1976. — 37. — P. 47—58.
27. Mayzaud P., Poulet S. The importance of time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter // *Limnol. Oceanogr.* — 1978. — 23. — P. 1144—1154.
28. Mullin M. M. Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean // *Some contemporary studies in marine science* / Ed. by H. Barnes. — London: Allen and Unwin, 1966. — P. 545—554.
29. Paffenhofer G. A., Knowles S. C. Omnivorousness in marine planktonic copepods // *J. Plankton Res.* — 1980. — 2. — P. 335—365.
30. Petipa T. S. Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels // *Mar. Biol.* — 1978. — 49. — P. 285—293.
31. Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards J. A. The sea, idea and observation progress in the study of the sea. — New York: Interscience Publ., 1963. — Vol. 2. — P. 26—77.
32. Samain J. F., Daniel J. V., Le Coz J. R. Trypsine, amylase et protéines du zooplankton: dosages automatiques et Manuels // *J. exp. mar. Biol. Ecol.* — 1977. — 29. — P. 279—289.
33. Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: The principles and practice of statistic in biological research. — 1969. — 776 p.
34. Strickland J. D. H., Parsons T. R. A practical handbook of seawater analysis // 2nd ed. Bull. Fish. Res. Bd. Can. — 1972. — 167. — P. 1—310.
35. Taguchi S., Ishii H. Shipboard experiments on respiration, excretion and grazing of *Calanus cristatus* and *C. plumchrus* (Copepoda) in the Northern North Pacific // *Biological oceanography of the Northern North Pacific Ocean* / Ed. by Yositada Takenouti et al. — Tokyo: Idemitsu Shoten, S. a. — P. 419—431.
36. Wickstead J. H. Food and feeding in pelagic copepods // *Proc. zool. Soc. Lond.* — 1962. — 139. — P. 545—555.

Океанологический центр, Марсель, Франция
Океанологический центр Бретани, Брест, Франция

Получено 10.02.88.

R. GAUDY, J. BOUCHER

RESPIRATION, EXCRETION AND DIGESTIVE ENZYMATIC ACTIVITY OF CERTAIN COPEPOD SPECIES IN THE INDIAN OCEAN AS DEPENDENT ON THE STRATEGY OF THEIR NUTRITION

Summary

Respiration, excretion of mineral substances (nitrogen, phosphorus) and specific activity of amylase and trypsin were studied in some copepod species from the tropic oceanic zone in the Indian Ocean. The O:N ratio proved to be considerably different in some species and groups of species. There is a direct dependence between this index and relation of specific amylase and trypsin (A:T) activities. These relations varied depending on the proportion of proteins and carbohydrates in a substrate digested by different species and changed with the carnivorousness level determined from studies in anatomy of mandibular teeth (a boundary index) and from results of preliminary experiments on mixed nutrition. *Scolecithrix danae* were maintained for 2-3 days under conditions of different food regimen (starvation, algae or mixed food). The O:N ratio observed in them was unchanged, while the O:P ratio increased during alga nutrition or starvation. Trypsin was activated only in the presence of the animal-origin material in food. These observations are discussed from the standpoint of the nutritional strategy of species.