

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ

А.И. Агатова, Н.М. Лапина
(ФГУП ВНИРО)

На современном этапе изучения экологии морского сообщества необходимо знать, каким образом происходит круговорот веществ в сообществе, какие микропроцессы обуславливают то или иное состояние экосистемы и ее продуктивность. С этой точки зрения особенно важны исследования оборота в продукционно-деструкционном цикле органического вещества (ОВ), а также биогенных элементов (в первую очередь, фосфора и азота), недостаток которых лимитирует первичную продукцию.

Центральную роль в трансформации ОВ в морской экосистеме играет бактеропланктон, который не только является передатчиком основной массы вещества через микробиологическую пищевую сеть от первичных продуцентов к гетеротрофным организмам более высоких трофических уровней, но и способствует усвоению ими аллохтонного вещества [Azam F., 1998; Hill J.K., Whiller P.A., 2002].

Все метаболические процессы в экосистеме осуществляются с помощью ферментов, катализирующих специфические реакции, идущие в популяциях планктона и во фракции взвеси (микропланктон и ферменты, сорбированные на детрите).

На основе измерения активности различных гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов во взвеси можно оценить скорости и пути преобразования ОВ, скорости регенерации биогенных элементов и их оборачиваемость в продукционно-деструкционном цикле данной экосистемы [Хайлов, 1982; Агатова, Торгунова, 1984; Секи, 1986].

Существует еще один важный аспект, который нельзя не учитывать при оценке скоростей трансформации ОВ в морской экосистеме, это – роль температуры. Особенно это проявляется в скорости метаболизма в экосистемах северных морей.

Ряд ученых утверждают, что в холодных водах скорости биологических процессов замедлены по-сравнению с водами умеренных и теплых широт, а связь обмена у морских животных с температурой вполне удовлетворительно передается уравнением Вант-Гоффа-Аррениуса [Ивлева, 1972]. Другие исследователи считают, что животные в условиях холода поддерживают довольно высокую скорость метаболизма, компенсируя таким образом неблагоприятное воздействие низких температур [Scholander et al., 1953]. За последние десятилетия появляется все больше работ, которые подтверждают это представление [Nedwell et al, 1993; Rysgaard et al., 1999; Pomeroy, Wiebe, 2001; Pedros-Alio et al., 2002]. В этих работах показано, что гетеротрофный планктон и микробентос арктических и антарктических морей гидролизует и окисляет ОВ со скоростями,

сопоставимыми со скоростями этих процессов в морях умеренных и тропических широт. Превышение температуры в 2-3 раза относительно температуры *in situ* либо не изменяет этих скоростей, либо даже ингибирует скорости исследуемых процессов.

Важным показателем для характеристики изменений скоростей биологических процессов в зависимости от температуры является энергия активации (E_a , ккал/моль), которая показывает - сколько нужно клетке затратить энергии, чтобы началась та или иная реакция. Формула расчета этого показателя по преобразованному уравнению Аррениуса имеет следующий вид [Руководство..., 2004]:

$$\ln \frac{V_2}{V_1} = \frac{E_a \cdot (T_2 - T_1)}{R \cdot T_2 \cdot T_1},$$

где: V_1 - скорость ферментативной реакции при первой температуре; V_2 - скорость ферментативной реакции при второй температуре; E_a - энергия активации катализируемой реакции, ккал/моль; R - универсальная газовая постоянная, равная 1.987 ккал/град·моль; $T_1^\circ\text{C}$ и $T_2^\circ\text{C}$ - две разные абсолютные температуры, при которых измеряли скорость ферментативной реакции ($T_n^\circ\text{C} = t_n^\circ\text{C} + 273.15^\circ\text{C}$).

Мезо- и микрообитатели холодных вод поддерживают интенсивный обмен при низких температурах с помощью ферментов, способных резко снижать энергии активации катализируемых ими реакций. Например, энергии активации целого ряда гидролитических и окислительно-восстановительных реакций микро- и зоопланктона в водах Арктики и Антарктики находятся в пределах 3 – 6 ккал/моль, тогда как в умеренных широтах величина этих значений составляет не менее, чем 14 - 15 ккал/моль [Dittrich, 1992; Pedros-Alio et al., 2002].

Следует также отметить, что уровни метаболизма, устанавливаемые у гидробионтов при температурах постоянных мест обитания (т.е. *in situ*) отражают те действительные скорости, которые свойственны животным при данной температуре. Эти скорости и должны сравниваться при изучении температурной зависимости обмена [Ивлева, 1972]. Наши исследования в различных морях и в различные сезоны показали, что измерения активности ферментов любых классов необходимо проводить либо при температуре *in situ*, либо при температуре, приведенной к *in situ*, исходя из величины энергии активации данной реакции данной популяции планктона.

В экосистемах северных морей (Белое, Баренцево, Норвежское, Берингово и Охотское) нами проводились измерения активности ферментов электрон-транспортной системы (ЭТС), катализирующих реакцию окисления органического вещества до CO_2 и H_2O и ферментов щелочной фосфатазы, катализирующих реакцию гидролитического отщепления минерального фосфора от фосфоорганических соединений. Измерения активности ферментов ЭТС позволяют судить о скоростях потребления кислорода, т.е. о

гетеротрофной активности микропланктона (Packard, Williams, 1981), а измерения активности щелочной фосфатазы – о скоростях регенерации фосфора и о степени лимитирования им продукционных процессов (Агатова и др., 1985; Paasche, Erga, 1988).

Активность вышеуказанных ферментов измеряли спектрофотометрическими методами, которые подробно описаны в [Руководство..., 2004].

Активность всех измеряемых ферментов во фракциях микропланктона и зоопланктона характеризовали удельной и общей активностью.

Удельная активность фосфатазы показывает количество микромоль фосфора, которое отщепляется за 1 час в расчете на 1 мг белка планктона ($\Phi_{уд.} = \text{мкМ Р/ч мг белка}$). Общая активность фосфатазы определяет количество микромоль фосфора, минерализованного фракцией планктона в 1 л морской воды за 1 час ($\Phi_{общ.} = \text{мкМ Р/л ч}$).

Удельная активность ферментов ЭТС показывает какое количество кислорода может быть потреблено ферментом, содержащимся в 1 мг белка планктона за 1 час ($\text{ЭТС}_{уд.} = \text{мкл O}_2/\text{ч мг белка}$). Общая активность ферментов ЭТС показывает какое количество кислорода потребляется планктоном из 1 л морской воды за 1 час ($\text{ЭТС}_{общ.} = \text{мкл O}_2/\text{л ч}$).

Величины общей активности ферментов зависят от количества данного фермента и от его удельной активности, поэтому изменение этих величин в морской экосистеме происходит как за счет изменений количества микропланктона, обладающего данным ферментом, так и собственно активности ферментов.

Для выявления зависимости скоростей ферментативных реакций от температуры, измерения активности каждой взвеси проводили при двух температурах: при температуре, приближенной к температуре воды в условиях *in situ*, и при комнатной температуре (около 20°C) или температуре на 10°C выше температуры *in situ*.

Проведенные нами в разные годы измерения активностей ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы в различных экосистемах северных морей [Агатова, Лапина, 1994; Агатова и др., 2004] выявили следующие особенности метаболизма ОВ в зависимости от температуры.

В **Белом море** наблюдается сложная картина зависимости скоростей окислительно-восстановительных реакций от температуры. Наши исследования здесь обнаружили существование разнообразных популяций микропланктона, метаболизм которых по-разному реагирует на изменения температуры в диапазоне $-1^\circ \div +14^\circ\text{C}$ (Табл.1).

Наиболее интенсивны процессы окисления ОВ в Кандалакшском заливе и в приустьевой части Двинского залива, минимальные скорости окисления характерны для основной части Двинского и Онежского заливов. По всему морю максимальные скорости

реакций, катализируемых ферментами ЭТС, наблюдаются в верхнем слое до скачка плотности и в придонном слое. Как правило, в скачке плотности эти скорости минимальны относительно скоростей, характерных для данного столба воды. Отмеченные большие различия в ферментативной активности ЭТС указывают на большое разнообразие в популяциях микропланктона, заселяющих экосистему Белого моря. Не всегда высоким общим активностям соответствуют высокие удельные активности, что связано с долей в популяции микропланктона организмов, способных к окислению ОВ через ферментативную систему ЭТС. Зафиксированные более высокие скорости потребления кислорода в фотическом слое Кандалакшского залива по сравнению с другими районами Белого моря связаны с более высокой окислительно-восстановительной способностью популяции микропланктона, заселяющего эту самую глубоководную часть моря. На это указывает тот факт, что увеличение общей активности ферментов ЭТС здесь происходит за счет повышения их удельной активности.

Таблица 1. Активности ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы летом в Белом море, измеренные при разных температурах.

Координаты	Н, м	Активность ферментов ЭТС				Активность фосфатазы			
		ЭТС _{общ} , мкл О ₂ /л ч		ЭТС _{ул.} , мкл О ₂ /ч мг белка		Ф _{общ} , μМ Р/л ч		Ф _{ул.} , μМ Р/ч мг белка	
		T ₁ =10.5°	T ₂ =0°	T ₁ =10.5°	T ₂ =0°	T ₁ =10.5°	T ₂ =0°	T ₁ =10.5°	T ₂ =0°
66°25'с.ш. 34°30'в.д.	0	<u>8.95</u>	<u>15.25</u>	<u>49.18</u>	<u>83.79</u>	<u>0.0298</u>	<u>0.0302</u>	<u>0.1637</u>	<u>0.1659</u>
	10	12.92	12.86	92.95	92.52	0.0229	0.0218	0.1647	0.1568
	20	<u>6.12</u>	<u>7.59</u>	<u>43.10</u>	<u>53.45</u>	0.0221	0.0209	0.1556	0.1472
	40	1.86	0.37	25.14	5.00	0.0089	0.0037	0.1203	0.0500
	50	1.75	0.6	50.00	17.14	<u>0.0033</u>	<u>0.0050</u>	<u>0.0943</u>	<u>0.1429</u>
	100	1.58	1.3	29.81	24.53	0.0042	0.0020	0.0792	0.0377
	275	3.95	2.62	109.72	72.78	<u>0.007</u>	<u>0.0031</u>	<u>0.1944</u>	<u>0.0861</u>
66°10'с.ш. 36°00'в.д.		T ₁ =14.0°	T ₂ =-1°	T ₁ =14.0°	T ₂ =-1°	T ₁ =14.0°	T ₂ =-1°	T ₁ =14.0°	T ₂ =-1°
	0	13.47	12.43	60.40	55.74	0.2489	0.0622	1.1161	0.2789
	5	<u>4.01</u>	<u>4.75</u>	<u>24.91</u>	<u>29.50</u>	0.0710	0.0184	0.4410	0.1143
	20	<u>4.49</u>	<u>4.87</u>	<u>25.22</u>	<u>27.36</u>	0.0895	0.0349	0.5028	0.1961
	30	8	7.86	54.42	53.47	0.1307	0.0523	0.8891	0.3558
	40	2.27	2.04	26.40	23.72	0.1244	0.0202	1.4465	0.2349
	100	<u>6.75</u>	<u>8.13</u>	<u>75.00</u>	<u>90.33</u>	0.0841	0.0379	0.9344	0.4211
	160	1.41	0.55	35.25	13.75	0.0309	0.0161	0.7725	0.4025
66°12'с.ш. 34°59'в.д.		T ₁ =11.0°	T ₂ =-1°	T ₁ =11.0°	T ₂ =-1°	T ₁ =11.0°	T ₂ =-1°	T ₁ =11.0°	T ₂ =-1°
	0	<u>8.2</u>	<u>12.37</u>	<u>65.60</u>	<u>98.96</u>	<u>0.0229</u>	<u>0.0255</u>	<u>0.1832</u>	<u>0.2040</u>
	10	<u>8.28</u>	<u>13.81</u>	<u>78.11</u>	<u>130.28</u>	<u>0.0186</u>	<u>0.0234</u>	<u>0.1755</u>	<u>0.2208</u>
	20	8.03	7.47	105.66	98.29	<u>0.0127</u>	<u>0.0217</u>	<u>0.1671</u>	<u>0.2855</u>
	30	<u>3.98</u>	<u>6.11</u>	<u>84.68</u>	<u>130.00</u>	<u>0.0094</u>	<u>0.0125</u>	<u>0.2000</u>	<u>0.2660</u>
	40	<u>2.86</u>	<u>6.11</u>	<u>81.71</u>	<u>174.57</u>	<u>0.0079</u>	<u>0.0095</u>	<u>0.2257</u>	<u>0.2714</u>
	100	<u>2.1</u>	<u>3.19</u>	<u>100.00</u>	<u>151.90</u>	0.0084	0.0083	0.4000	0.3952
	285	<u>3.55</u>	<u>4.92</u>	<u>104.41</u>	<u>144.71</u>	<u>0.0146</u>	<u>0.0156</u>	<u>0.4294</u>	<u>0.4588</u>

Примечание. Подчеркнуты значения ферментативных активностей в тех случаях, когда они увеличиваются с уменьшением температуры реакции.

Во все сезоны скорости реакций, катализируемых ферментами ЭТС из разных популяций микропланктона, изменялись в зависимости от изменения температуры. Интересно, что здесь практически нет популяций, в которых бы скорости этих реакций подчинялись закону Вант-Гоффа, и в ряде случаев происходит снижение их энергии активации в 3-5 раз по сравнению со значениями, характерными для мезофильных организмов. В основном повышение температуры выше 10 °С приводит к ингибированию ферментов ЭТС, в некоторых случаях скорости реакций одинаковы и при высоких (не выше 14 °С) и при низких температурах (-1,0 °С) (табл.1). Аналогичным образом ведут себя и ферменты ЭТС зоопланктона. Например, копепода *Pseudocalanus elengstug* при температуре -1°С потребляет кислород интенсивнее в 10 раз, чем при температуре 10°С; *Metridia* – в 2 раза, а самки *Calanus glacialis* потребляют кислород с одинаковой скоростью и при 10°С и при -1 °С, тогда как в его копеподитной стадии имеет место ингибирование ферментов ЭТС температурой 10 °С.

Для фосфатазы в Белом море также выявлена сложная картина зависимости скоростей катализируемых ею реакций от температуры. Исследования в летний сезон показали существование разнообразных популяций микропланктона, которые по разному изменяют активность фосфатазы в зависимости от изменения температуры (табл. 1). Скорости трансформации фосфоорганических соединений в фотическом слое в основном определяются уровнем неорганического фосфора в среде, недостаток которого индуцирует фермент щелочную фосфатазу в клетках фито- и бактериопланктона [Aaronson, Patni, 1976; Rivkin, Swift, 1980]. Измерение активности щелочной фосфатазы во взвеси, т.е. фермента, ответственного за минерализацию фосфора, показало, что с увеличением содержания минерального фосфора значения общей активности фосфатазы снижаются. По всему морю максимум активности фермента совпадает с горизонтом максимальной интенсивности фотосинтеза. Исключение составляют районы стока рек Северной Двины и Онеги, которые вносят дополнительные ферменты, что приводит к увеличению в этих местах их активности. Минимальные активности характерны для придонных слоев.

Если для ферментов ЭТС практически не обнаружено популяций микропланктона, в которых бы скорости реакций, катализируемых этими ферментами, подчинялись закону Вант-Гоффа, то в водах на границе Бассейна и Кандалакшского залива во всей толще скорости реакций, катализируемых фосфатазой увеличивались в два раза при повышении температуры на 10°С в области температур -1 ÷ 14°С. Однако, собственно в водах Кандалакшского залива изменение температуры проведения этой реакции выявило разную зависимость активности фосфатазы от температуры. В основном, повышение

температуры выше 10°C приводило к ингибированию фермента, в некоторых случаях скорости реакции были одинаковыми и при высоких (не выше 14°C) и при низких температурах (-1.0°C), в некоторых же случаях происходит снижение энергий активации в 3-5 раз при низких температурах. Это указывает на один из возможных механизмов приспособления организмов к условиям низких температур, что дает возможность существования температурного преферендума, который был показан на примере массовых видов зоопланктона Белого моря [Колосова, 1975].

Наши исследования показали, что популяции микропланктона Белого моря обладают низкими энергиями активаций основных реакций метаболизма (3-6 ккал/М), что позволяет им поддерживать интенсивность обмена, сопоставимую с интенсивностью обмена обитателей теплых вод.

В Баренцевом и Норвежском морях измерения в популяциях микропланктона скоростей окислительно-восстановительных реакций и реакций гидролитического отщепления фосфора от фосфоорганических соединений при разных температурах показали, что как и для Белого моря скорости этих реакций, как правило, не подчиняются закону Вант-Гоффа ($Q_{10}=2$), и в узком диапазоне температур (0–5°C) эти реакции могут даже ингибироваться более высокими температурами. Это обусловлено низкими энергиями активации процессов окисления и гидролитического расщепления ОВ у психрофильных микрообитателей холодных вод. Энергии активации для реакций ЭТС изменяются в основном в пределах 2-9 ккал/моль, а для фосфатазы- 3-7 ккал/моль. Такие низкие энергии активации обеспечивают интенсивный метаболизм организмов в условиях низких температур.

Наши исследования в высокоширотной части Баренцева моря показали, что скорости потребления кислорода и гидролитического расщепления фосфоорганических соединений у психрофильных и криофильных обитателей снега, льда и подледной воды сопоставимы со скоростями этих процессов у морских обитателей умеренных широт [Агатова и др., 2004; Li et al., 1984; Dittrich, 1992], т.е. низкие температуры не снижают интенсивность метаболизма у психрофильных и криофильных организмов. Исследования скоростей потребления кислорода, денитрификации и сульфатредукции микробентосом в морских осадках на побережье северо-восточной Гренландии, в которых постоянно сохраняются низкие температуры (от -1.2 до -1.8°C), показали также сопоставимость скоростей этих процессов со скоростями, наблюдаемыми в морских осадках умеренных и тропических широт [Rysgaard et al., 1998].

В Баренцевом море не только микропланктон, но и зоопланктон обладает подобным механизмом приспособления к жизни в холодных водах. Измерения интенсивности дыхания и трансформации фосфоорганических соединений у копепод

Calanus finmarchicus и *Calanus glacialis* при разных температурах показали, что энергия активации окислительно-восстановительных реакций ЭТС у них снижена до 5 ккал/моль, а фосфатазной активности до 3 ккал/моль и температура выше 3°C ингибирует дыхание.

Ранее микробиологические исследования вод Баренцева моря в различные сезоны показали высокую биохимическую активность сапрофитных бактерий в условиях низких температур [Мишустина, Батурина, 1984] и возрастание роли психрофильных форм в трансформации ОВ в зимний период [Теплинская, 1985]. Температуры ниже 0°C (до -1.9°C) активируют бактериальный рост и снижают их время генерации до 1 суток [Thingstad, Martinussen, 1991].

Как и в случае с микропланктоном, обитающим в водах высоких широт, оказалось, что скорости реакций, катализируемые ферментами ЭТС и щелочной фосфатазой, у криофильных микроорганизмов также не подчиняются закону Вант-Гоффа в диапазоне температур 1°-4°C, а температура выше 3°C в ряде случаев даже ингибирует эти реакции. Расчет энергий активации этих реакций показал, что у криофильных обитателей льда и процессы окисления, и процессы гидролитического расщепления ОВ обладают низкими энергиями активаций (3-6 ккал/М), благодаря чему организмы поддерживают интенсивный метаболизм в условиях низких температур.

В Норвежском море расчет энергий активации реакций, катализируемых ферментами ЭТС и щелочной фосфатазой в популяции микро- и зоопланктона показал сложную картину распределения здесь психрофилов и мезофилов, связанную с влиянием холодного и теплого течений. Во время наших исследований в этом районе преобладали холодоустойчивые популяции. Интересно, что в зонах смешения теплых и холодных вод преобладание тепло- или холодолюбивой популяции в планктоне отражалось на величинах энергий активации соответствующих реакций, и в ряде случаев значения энергий активации соответствующих реакций были выше указанных предельных, а их скорости даже подчинялись закону Вант-Гоффа в области температур 1-20°C.

В Беринговом море температурная зависимость скоростей процессов потребления кислорода и гидролитического расщепления фосфоорганических соединений у микрогетеротрофов и зоопланктона также не подчиняется закону Вант-Гоффа в области температур 1-20°C.

В прибрежных, мелководных районах моря, а также в Анадырском заливе, значения фосфатазной активности, измеренные в условиях *in situ*, в большинстве случаев были выше или такими же, и лишь в единичных случаях они были ниже, чем измеренные при температуре 20-21°C (табл. 2). В глубоководных районах фосфатазная активность, измеренная при 20-21°, иногда была в 2 раза (не более) выше, чем при 5°, а иногда и

наоборот, причем независимо от горизонта отбора проб. Например, в поверхностном слое ряда станций фосфатазная активность, измеренная при +5°, была в 1.5-5 раз выше, чем при 20°; а на горизонтах 13, 22, 31, 108 м фосфатазная активность, измеренная при 20°, была в 1.5-2 раза выше, чем при 5°; однако эти величины были ниже, чем теоретические, согласно закону Вант-Гоффа.

В целом (табл. 2), фосфатазная активность, измеренная при температуре, приближенной к условиям *in situ* (т. е. при низкой температуре), в 69% случаев была выше или равна фосфатазной активности, измеренной при 20—21° (т. е. при высокой температуре). В 31% случаев фосфатазная активность, измеренная при высокой температуре, была выше, чем при низкой температуре, из них лишь в 5 % случаев соблюдался закон Вант-Гоффа, когда при увеличении температуры на 10° скорость реакции увеличивалась в 2 раза.

Таблица 2. Активность фосфатазы при разных температурах

Скорости реакции, из них:	Количество проб	Пределы колебаний энергии активации E_a , ккал/моль
Подчиняются закону Вант-Гоффа ($Q_{10}=2$)	4	10.1—13.7
Не подчиняются закону, но выше при высокой температуре	20	3.2-9.5
Равны при разных температурах	18	0
Выше при низкой температуре	32	-2.2...-25.8

Примечание. Всего исследовано при низкой (2.5 - 6°C) и высокой (20 - 21°C) температурах 74 пробы.

Также закону Вант-Гоффа не подчиняется и температурная зависимость скорости реакции расщепления фосфоорганических соединений, катализируемой щелочной фосфатазой из беринговоморского зоопланктона (*Calanus cristatus*). Так, в области температур 6-21° энергия активации данной реакции, вычисленная из преобразованного уравнения Аррениуса, равнялась 5.8 ккал/моль, в области температур 2-20° - 5.2 ккал/моль, а в области температур 2-6° - 3.2 ккал/моль.

Таким образом, мезо- и микрообитатели холодных вод поддерживают интенсивный обмен при низких температурах с помощью ферментов, которые способны резко снижать энергии активации катализируемых ими реакций. Такие особенности в адаптации к низким температурам наблюдались у некоторых видов и антарктического зоопланктона (Dittrich, 1992): например, активность трипсиноподобной протеазы в популяции зоопланктона увеличивалась с повышением температуры, но энергия активации была ниже, чем должна была быть при повышении температуры согласно закону Вант-Гоффа, и составляла не более 4.5 ккал/моль.

В Охотском море для области температур 1-19°C энергии активации реакций, катализируемых ферментами ЭТС и щелочной фосфатазы, оказались довольно низкими (3-6 ккал/моль) не только для микрогетеротрофов, но и для разных видов зоопланктона, таких как *Calanus cristatus*, *Calanus plumchirus*, *Parasagitta elegans*, *Hyperiididae-Parathemisto japonica*, что позволяет им в холодных водах поддерживать активный метаболизм.

Однако, в отличие от зоопланктона, как показали наши исследования, микрогетеротрофы способны быстро реагировать на изменение температуры окружающей среды, изменяя энергии активации реакций, катализируемых ферментами ЭТС и фосфатазы [Агатова, Лапина, 1996]. Так, увеличение температуры воды в фотическом слое летом 1994 г. в районе Сахалинского шельфа и материкового склона в 1.5-2 раза по сравнению с тем же периодом 1993 г. привело к значительному повышению энергии активации как ферментов ЭТС (16-23 ккал/моль), так и фосфатазы (12-14 ккал/моль) во фракции микропланктона. В то же время в этих районах у зоопланктона энергии активации оставались довольно низкими. Это указывает на способность микропланктона к быстрой перестройке метаболизма в ответ на изменение условий окружающей среды. Поэтому в его популяции в Охотском море преобладают мезофильные организмы над психрофильными.

В целом же температурные зависимости скоростей потребления кислорода и гидролитического расщепления фосфоорганических соединений микропланктона и зоопланктона в водах северных морей в основном не подчиняются закону Вант-Гоффа в области температур 1-19°C. Для этих реакций здесь, как правило, характерны низкие значения энергий активации (3-6 ккал/моль), что позволяет обитателям холодных вод поддерживать активный метаболизм соизмеримый со скоростями метаболизма мезотрофных организмов, обитающих в водах южных морей (Азовского, Черного и Каспийского).

В Черном и Каспийском морях в весенне-летний период значения энергии активаций, катализируемых ферментами ЭТС и фосфатазы, лежат в пределах 12-15 ккал/моль [Агатова и др., 2001]. В то же время в осенне-зимний период ситуация резко изменяется, особенно в фотическом слое. Здесь, вероятно, в это время большой вклад во фракцию микропланктона вносят психрофильные организмы, т.к. резко снижаются величины энергии активации этих реакций. Минимальные значения их были также около 3 ккал/моль. Снижение величин энергий активации в 3-5 раз позволяет зимней популяции планктона в этих морях поддерживать скорости потребления кислорода на уровне летних скоростей. Причем сезонное изменение величин энергии активации окислительно-восстановительных реакций прослеживается только в фотическом слое. Глубже этого слоя

и в весенне-летний и в осенне-зимний сезоны эти величины равны 12-15 ккал/М, что обусловлено постоянством внутригодовой температуры здесь.

Для наглядного сравнения интенсивности процессов преобразования ОВ в пяти рассмотренных морях в таблице 3 приводятся пределы колебаний значений общих и удельных активностей ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы. Интересно, что в Норвежском море отмечены самые большие скорости окисления ОВ и самые маленькие скорости гидролитического расщепления фосфоорганических соединений. Причем, первое связано с интенсификацией процессов потребления кислорода микропланктоном, на что указывают и самые высокие удельные активности ЭТС, а второе, наоборот, с довольно низкими удельными активностями щелочной фосфатазы здесь. А в Баренцевом море наблюдали самые низкие активности ЭТС и самые высокие активности щелочной фосфатазы, т.е. в популяции микропланктона преобладали организмы, способные к гидролитическому расщеплению ОВ, а не к его окислению.

Таблица 3.

Активности ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы в различных морях

Море	Активность ЭТС		Активность фосфатазы	
	Общая мклО ₂ /л ч	Удельная мклО ₂ /ч мг белка	Общая мкМ Р/л ч	Удельная мкМ Р/ч мг белка
Охотское море	0.05-20.5	0.80-125.3	0.001-0.025	0.007-0.492
Берингово море	0.80-28.8	4.5-203.1	0.002-0.066	0.016-0.758
Баренцево море	0.04-9.37	0.78-159.1	0.001-0.352	0.015-3.74
Норвежское море	0.86-35.3	8.7-224.8	0.001-0.113	0.009-0.480
Белое море	0.37-25.3	5.0-168.0	0.002-0.150	0.026-1.40

Таким образом, наши исследования показали, что прямое приложение закона Вант-Гоффа ($Q_{10} = 2$), т.е. увеличение температуры на 10 градусов приводит к увеличению скорости процессов в 2 раза, для количественной характеристики температурной зависимости скоростей биологических процессов не правомерно. В отличие от простой химической реакции регуляция метаболизма происходит через ферментативные системы, которые чутко реагируют на изменение температуры. Общее свойство психрофилов и вообще всех организмов, способных развиваться в водной среде при низкой температуре – высокая чувствительность к ее изменению, а повышение температуры до 30-40°C даже может привести к гибели организмов [Секи,

1986]. Зависимость Вант-Гоффа - Аррениуса может проявляться только в ограниченных пределах температуры, величина которых определяется диапазоном изменений температуры среды обитания организма. Например, измерение активностей карбоксилаз, а также скоростей фотосинтеза в арктическом и антарктическом фитопланктоне показало (Neori, Holm-Hansen, 1982; Li et al., 1984), что скорости реакций увеличиваются с увеличением температуры согласно закону Вант-Гоффа в пределах температуры от -1.5° до $+8^{\circ}\text{C}$, а более высокие температуры ингибируют активности ферментов.

В экосистемах северных морей, несмотря на низкие температуры происходит интенсивное преобразование как автохтонного, так и аллохтонного ОВ, что связано с низкими энергиями активации процессов окисления и гидролитического расщепления ОВ у психрофильных гидробионтов этих вод.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-05-00084).

Литература

- Агатова А.И., Торгунова Н.И. Биологическая активность взвеси в водах разной трофности и их роль в регенерации биогенных элементов //Промыслово-океанографические исследования продуктивных зон морей и океанов: Сб. научных трудов.- М.: Наука, 1984. С. 36-53.
- Агатова А.И., Сапожников В.В., Винтовкин В.Р. Влияние активности фосфатазы сестона на скорость минерализации фосфора и его оборачиваемость в продукционно-деструкционном цикле// Океанология. 1985. Т.25. №1. С.66-73.
- Агатова А.И., Лапина Н.М. Оценка скоростей трансформации органического вещества и регенерации биогенных элементов в Беринговом море// Изв.РАН. Сер.биол. 1994. №2. С.278-289.
- Агатова А.И., Лапина Н.М. Оценка скоростей деструкционных процессов в водах Охотского моря //Океанология. 1996. Т.36, №4. С.543-549.
- Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Кирпичев К.Б. Биохимические исследования морских экосистем солоноватых вод//.Водные ресурсы. 2001. Т.28.С.470-479.
- Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. Скорость трансформации органического вещества в экосистемах арктических морей. // В сб. «Арктика и Антарктика». М.: Наука. 2004. Вып. 3 (37). С.171-195.
- Ивлева И.В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных // Учпехт современной биологии. 1972. Т.73. № 1. С.134-155.

- Колосова Е.Г. Температурный фактор и распределение массовых видов беломорского зоопланктона // *Океанология*. 1975. Т.15. №1. С.129-135.
- Мишустина И.Е., Батурина М.В. Ультрамикрорганйзмы и органическое вещество океана. Москва: Наука, 1984. 94 с.
- Руководство по современным биохимическим методам исследования водных экосистем, перспективных для промысла и марикультуры. М.: ВНИРО, 2004. 123 с.
- Секи Х. Органические вещества в водных экосистемах.- Л.: Гидрометеиздат, 1986.- 286 с.
- Теплинская Н.Г. Бактериопланктон и бактерии-деструкторы ОВ.// В кн.Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря/ под ред. Матишова Г.Г. Апатиты. 1985. С.74-99.
- Хайлов К.М. Околограничные явления в водоемах и перспективы их использования и биотехнологии // *Экология*. 1982. №6. С. 3-9.
- Aaronson S., Patni N.Y. The role surface and extracellular phosphatases in the phosphorus requirement of *Ochromonas*. // *Limnology and Oceanography*. 1976. V.21 pP.838-845.
- Azam F. Microbial control of Oceanic Carbon Flux: the plot thickens // 1998.Science. V.280. P.694-695.
- Dittrich B. Comparative studies on the temperature dependence and kinetics of digestive enzymes in crustaceans // *Berichte zur Polarforschung*. 1992. B.100.S.82-8424.
- Hill J.K., Whiller P.A. Organic carbon and nitrogen in the northern California current system: comparison of offshore, river plume, and coastally upwelled waters // *Progress in Oceanography*. 2002. V.53.P.369-387.
- Li W.K.W., Smith J.C., Platt T. Temperature response of photosynthetic capacity and carboxylase activity in Arctic marine phytoplankton // *Mar Ecol Prog Ser*. 1984. V.17. N3. P.237-243.
- Neori A, Holm-Hansen O. Effect of temperature on rate of photosynthesis in antarctic phytoplankton//*Polar Biol*. 1982. V. 1. P. 33.
- Nedwell D.B., Walker T.R., Ellis-Evans J.C., Clarke A. Measurements of seasonal rates and annual budgets of organic carbon fluxes in an antarctic coastal environment at Signy Island, South Orkney Islands, suggest a broad balance between production and decomposition// *Appl. Environ. Microbiol*. 1993. V.59. P.3989-3995
- Paasche E., Erga S.R. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway)// *SARSIA*. 1988. V.73. №3. P.229-243.

- Packard T.T., Williams P.J., Rates of respiratory oxygen consumption and electron transport in surface seawater from the north-west Atlantic// *Oceanologica acta*.1981. V.74. №3. P.351-358.
- Pedros-Alio C., Vaque D., Guixa-Bioxereu N., Gasol J.M. Prokaryotic plankton biomass and heterotrophic production in western Antarctic waters during the 1995-1996 Austral summer// 2002. *Deep-Sea Res. Part II*. V.49.P.805-825.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria// *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V.23.P.187-204
- Rivkin R.B., Swift E. Characterization of alkaline phosphatase and organic phosphorus utilization in the oceanic dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*// *Marine Biology*. 1980. V.61. P.1-8.
- Rysgaard S., B. Thamdrup, N. Risgaard-Petersen, H. Fossing, P. Berg, P.B. Christensen, T. Dalsgaard. Seasonal carbon and nutrient mineralization in a high-Arctic coastal marine sediment, Young Sound, Northeast Greenland// *Mar Ecol Prog Ser*. 1998. V.175. P.261-276.
- Rysgaard S., Nielsen T.G., Hansen B. Seasonal variation in nutrients ,pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 1999. V.179.P.13-25.
- Scholander P.F., Flagg W., Walters V., Irving L. Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms // *Physiol.Zool.* 1953. V.26. N.1 P.67-92.
- Hill J.K., Whiller P.A. Organic carbon and nitrogen in the northern California current system: comparison of offshore, river plume, and coastally upwelled waters//2002.*Progress in Oceanography*. V.53.P.369-387.
- Thingstad T.F., Martinussen I. Are bacteria active in the cold pelagic ecosystem of the Barents Sea?// *Polar Res*.1991. V.10, N1. P.255-266.