

УДК 551.465(463.8)

Бардан С.И., к.б.н., Мурманский морской биологический институт, КНЦ РАН, Мурманск (Россия)

Сербов Н.Г., к.г.н., Одесский государственный экологический университет, Одесса (Украина)

Корнеева Г.А., к.б.н., Институт Океанологии РАН им. П.П. Ширшова, Москва (Россия)

ФОРМЫ ГИДРОЛИТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ВОДНОЙ СРЕДЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ В ЗИМНИЙ СЕЗОН НА ПРИМЕРЕ ПЕЧОРСКОГО МОРЯ

Изучена гидролитическая активность (ГА) водной среды за счет экзоферментов, определяющих уровни ее протеолитической и амилолитической форм. Установлены закономерности распределения форм ГА по типам вод. По результатам моделирования выделены комплексы факторов, определяющие закономерности распределения и интенсивность азотного и углеводного обменов в водах Печорского моря в середине зимы (февраль).

Ключевые слова: водные массы, гидролитическая активность, амилазы, протеазы моделирование.

Изучение процессов трансформации форм органических веществ (ОВ) за счет гидролитической активности водной среды, являются одной из актуальных задач современных исследований морских экосистем Русской Арктики. Это связано с тем, что в при ферментативном гидролизе и трансформации ОВ, значительную роль играет постоянно присутствующий в водной среде, внеклеточный пул *протеолитических* и *дезаминирующих* ферментов [1]. Деструкция сложных ОВ до их низкомолекулярных компонентов - важнейший этап круговорота веществ в морях [2]. Этот процесс обеспечивает перевод части ОВ в растворенное состояние и возможность утилизации низкомолекулярных фрагментов микроорганизмами. Основная роль в деструкции биополимеров принадлежит процессам гидролиза - гидролитическим ферментативным реакциям, скорость которых на 9—12 порядков выше, чем скорости разложения ОВ без участия ферментов. Ферментативный катализ ОВ является доминирующим механизмом круговорота веществ во всех компонентах морских экосистем: в воде, взвешьях и донных осадках – везде, где протекают процессы внеклеточной деструкции ОВ [1, 3].

Несмотря на значимость в круговоротах веществ, роль внеклеточных катализаторов в морских экосистемах изучена мало ([2,6]. Так, структурно-функциональные характеристики группы протеаз, синтезируемых водными микроорганизмами, впервые начали изучаться 25 лет назад [4]. Считается, что индукторами ферментов могут быть соответствующие субстраты или мономерные продукты фермент-субстратных реакций. Но, пока можно только предполагать, что эти вещества могут быть как индукторами, так и эффекторами биохимических процессов проходящих в морской воде: ингибиторами, активаторами, медиаторами. Биодеструкция естественных высокомолекулярных субстратов — многоступенчатый полиферментный процесс, совместно осуществляемый сложными по структуре мико-бактериальными сообществами в присутствии кислорода [4], т.е. совместно, бактериями и грибами. Ферментные системы с участием гидролаз продуцируемых мико-бактериальными сообществами очень подвижны и способны подстраиваться как к условиям среды, так и к составу ОВ. Это обеспечивает, с одной стороны, высокую адаптивность микрофлоры к изменяющимся внешним условиям, с другой — непрерывную переработку форм ОВ в самых разных условиях, трансформируя

наиболее стойкие вещества [4].

Знание того, как контролируется гидролиз углеводов и белков в морских водах, необходимы, во-первых, для понимания путей их бактериальной утилизации, во-вторых, для оценки уровня протекающих продукционно-деструкционных процессов в экосистеме моря. Изменения концентраций основных компонентов растворенного и взвешенного органического вещества (РОВ и ВОВ соответственно), а также их соотношение, связаны с биологической активностью автотрофных и гетеротрофных компонент экосистем. На основе измерения ферментативной активности различных форм гидролитической активности экзоферментов, можно оценить скорость и пути преобразования ОВ, скорость регенерации биогенных элементов, а также их оборачиваемость в продукционно-деструкционных циклах [1].

В морских экосистемах Арктики, наиболее продолжительный зимний период их развития, является определяющим при выявлении закономерностей их функционирования. Активность внеклеточных ферментов в зимние сезоны и их участие в круговороте веществ, поддерживаются при близкой к экстремальной температуре и сплошном ледовом покрове. Опубликованных в открытой печати данных по формам амило- и протеолитической активности, а также интенсивности углеводного и азотного обмена, для зимнего периода на акватории Печорского моря не выявлено [5, 6]. Для осеннего сезона (октябрь-ноябрь) проводились исследования этих характеристик в водах о. Вайгач [7]. В Белом и северной части Баренцева морей, для весенне-летнего сезона, характеристика активности протеаз анализировалась А.И. Агатовой с соавторами [8, 9].

Целью предлагаемой работы является характеристика гидролитической активности (ГА) внеклеточных ферментов в водной среде, определяющих ее протео- и амилолитическую формы, выявление закономерностей распределения, а также оценка роли в процессах азотного и углеводного обмена в водах Печорского моря для средней фазы зимнего сезона (февраль). Отметим, что для водных объектов Украины, закономерности формирования разных форм ГА в водной среде за счет экзоферментов в областях смешения «река-море», для зимних периодов, при наличии ледового покрова (например, на Черноморском побережье), в открытой печати освещены недостаточно. Предлагаемая работа, в определенной степени, может и должна послужить толчком к развитию таких исследований.

Материал и метод. Работы проводили на акватории Печорского моря и в примыкающих водах Баренцева, Белого и Карского морей, удаленных от припайного льда. В комплекс наблюдений входило определение гидрофизических, биохимических и биологических параметров слоя 0-100 м, в сплоченных ледовых полях. В настоящей работе, при анализе гидролитической активности используются данные съемок в периоды с 1 по 15 февраля за 2003 и 2005 гг. Работы проводили в условиях сплошного ледового покрова с полями разной сплоченности. Всего, на 14 станциях положение которых показано на рис. 1а, отобрано 32 пробы, в которых проведено определение амило- и протеолитической активности и комплекс других параметров. Для характеристики гидрофизических и биологических параметров, привлекаются материалы наблюдений этой же акватории за ряд смежных лет 2002-2005 гг., всего по 31 станции (более 60 проб), которые показаны на рис. 1б. Наблюдения охватывают до 60% площади Печорского моря, наиболее детально в области Печорской заприпайной полыньи, расположенной в труднодоступной, центральной части (Печорская впадина, с глубинами до 100 м и более).

На рис. 1б показана ледовая обстановка в Печорском море и на примыкающих акваториях. При характеристике осредненной ледовой обстановки в первой половине февраля (1-15.02), использовали материалы визуальных наблюдений (по маршрутам

движения а/л «Арктика» и «Россия»), уточняя их по данным спутниковой съемки. Римскими цифрами на рис. 1б показаны стационарные заприпайные полыньи, образующие часть Северного морского пути: I – Печорская, II а,б – Западно- и Восточно-Новоземельская, III – Амдерминская, [7, 8, 9]. Заприпайные полыньи это площади моря, свободные от ледовых полей или покрытые молодыми льдами толщиной 5-30 см, образующиеся в зимний период между неподвижным припаем и сплоченными дрейфующими льдами.

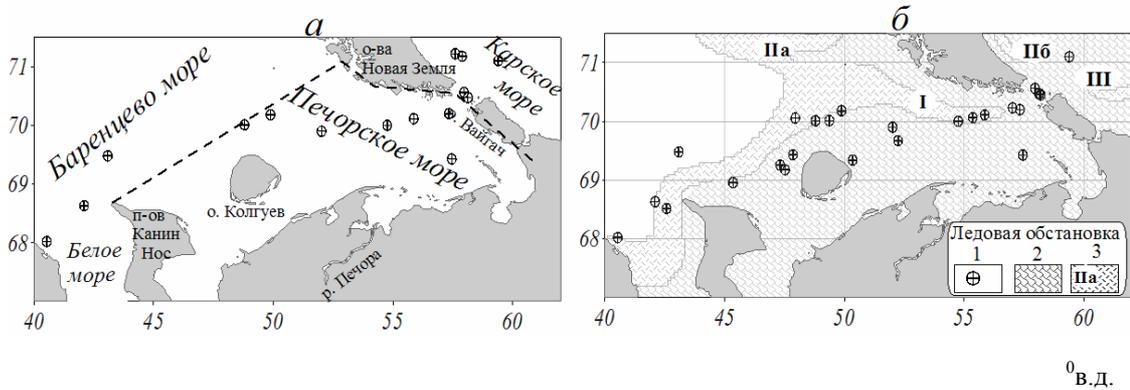


Рис. 1 - Характеристика исследуемой части акватории Печорского моря:
 а) станции 2003 и 2005 гг., на которых определяли формы ГА, прерывистой линией показаны географические границы объекта [7];
 б) положение станций (с 1 по 15 февраля 2002, 2003 и 2005 гг.) и осредненная ледовая обстановка, цифрами и штриховкой показаны: 1 – станции, 2 – сплоченные льды (≥ 8 б), 3 – зоны разрежения ледовых полей (< 8 б) и стационарные полыньи

Параметры физико-химического комплекса. Обработку проб выполняли стандартными методами, в модификациях адаптированных к условиям Арктики [10, 11].

Определение суммарного содержания растворенного биологически доступного ОВ в углеродных единицах ($Corg$), для различающихся по биохимической устойчивости форм, проводили по БПК-кривым, полученным экспериментально в стандартных условиях ($T_w = 20-22$ °С). Расщепление БПК-кривых проводили моделированием двухстадийного процесса трансформации РОВ, с учетом развития самоингибирования в субстрат-ферментных реакциях. Применяемая схема протекания процессов и сформулированная на их основе модульная модель [8], описывают последовательно-параллельный процесс микробиологической трансформации разных по стойкости форм РОВ. Расщепление кинетических БПК-кривых на «легкоокисляемую» (C_{ex}) и «стойкую» (C_{av}) к биодegradации фракции в модели двухстадийного окисления, выполнено на основе графоаналитического метода, для Y_t - расхода O_2 в каждый момент t_i (mgO_2/dm^3), в модели:

$$Y_t = C_{ex}[1 - \exp\{-k_1 t_i\}] + C_{av}[\exp\{-B\{\exp\{-k_2(t_i - t_0)\}\}\} [1 - b(t_i - t_0)], \quad (1)$$

где: C_{ex} – предельное потребление O_2 в экспоненциальной стадии (1-я стадия распада ОВ или «углеродное» БПК);

C_{av} - предельное потребление O_2 на автокаталитической стадии трансформации ОВ (2-я стадия или «азотное» БПК).

Другие обозначения в модели (1), представляют различные коэффициенты, числовые значения которых подбираются при моделировании БПК-кривых полученных экспериментально. Перевод БПК в энергетические единицы

($Corg$, мгС/дм³) для легкоокисляемой C_{ex} и стойкой C_{av} фракций ОВ проводили по общим коэффициентам.

Биохимический комплекс. 1. *Амилолитическая активность.* В состав ферментов составляющих общий пул гидролаз входит группа гликозилгидролаз — совокупность ферментов, с которыми связывается внеклеточная *амилолитическая активность* водной среды, обеспечивающая трансформацию полисахаридов. Гликозилгидролазы представлены обширной группой ферментов, катализирующих гидролиз ди-, три- и полисахаридов, расщепляя их по глюкозидным связям, связывающим их в молекулы сложных углеводов. Амилолитическую активность (АА) измеряли с использованием ферментной тест-системы, согласно прописи [12]. Измерения скоростей реакций, катализируемых экзоферментами, проводили при стабилизированной температуре.

2. *Протеолитическая активность.* В совокупность ферментов относящихся к гидролазам входят пептид- и амидогидролазы, с которыми связана *протеолитическая активность* (ПА) водной среды. Растворенные белки и пептиды являются важным источником азота и энергии для морских бактерий. Они составляют значительную долю РОВ морской воды [1]. Перед потреблением микроорганизмами белки должны быть гидролизованы протеазами до уровня аминокислот или олигопептидов. Далее продукты гидролиза подвергаются активной минерализации [6] или используются гетеротрофными или фотосинтетическими организмами. Протеолитическая форма активности экзоферментов имеет важное значение при анализе процессов биохимической трансформации соединений азота и особенностей его круговорота.

Полученные результаты. Разновидности водных масс (ВМ) и их характеристика. С использованием параметров физико-химического комплекса проведено выделение основных разновидностей вод (ВМ), взаимодействующих на акватории Печорского моря в средней фазе зимы (февраль). На рис. 2а приводятся результаты анализа T_w, S -индексов для подповерхностного слоя вод 5—10 м периода 2002-2005 гг., а на рис. 2б - области распространения характерных ВМ для подповерхностного слоя вод 5-10 м.

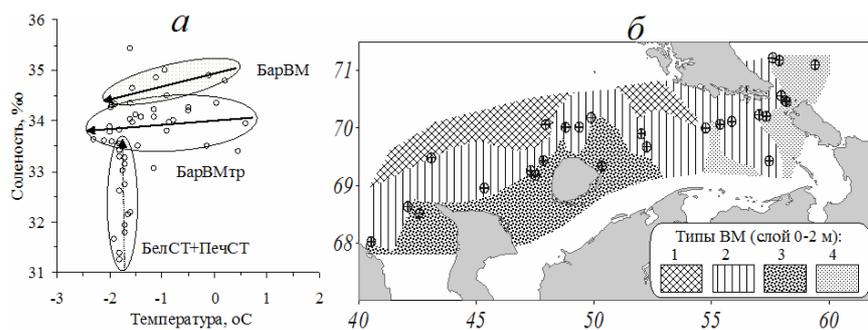


Рис. 2 – Общие результаты анализа T_w, S -индексов и параметров гидрохимического комплекса в Печорском море для средней фазы зимних сезонов 2002–2005 гг. (см. текст):

а) выделение разновидностей ВМ (по треугольникам смешения T, S -диаграмм), овалами выделены области T_w, S -параметров, стрелками – направление трансформации; б) распределение зимних типов ВМ в слое 0—2 м, штриховкой и цифрами показаны (аббревиатуры): 1 – БарВМ, 2 – БарВМтр, 3 – БелСТ, 4 – ПечСТ (см. текст)

В центральной части Печорского моря и прилегающих водах, выделен такой ряд для зимних ВМ. Во-первых, воды с S более 34.4‰ и T_w от -2.2 до +0.2°C, представленные ядром баренцевоморских вод (БарВМ) зимних модификаций [7, 9].

Во-вторых, опресненные воды с $S \leq 33,5\%$, при T_w близкой к температуре их замерзания, формирующиеся при участии стоковых течений Белого моря (БелСТ) и из Печорской губы (ПечСТ). Трансформированные стоковыми течениями баренцевоморские воды (БарВМтр), с диапазоном $33.5 < S < 34.4\%$ и T_w от 0°C до -2.3°C . Зимой область распространения БарВМ в Печорском море составляет до 25% площади (преимущественно в толще вод), а для БарВМтр - до 35%. Область влияния БелСТ, в исследуемый сезон охватывает южную часть моря, западнее 53° в.д., а для ПечСТ - расширяется к востоку. Смеси вод находящихся под влиянием БелСТ оцениваются в 25%, а область влияния ПечСТ - до 15% от общей площади моря (см. рис. 1, 2б).

Устойчивость площадного распределения форм ВМ Печорского моря в зимние сезоны для ряда смежных лет (за 2002-2005 гг.), дает основания для расчета средневзвешенных ($X_{ср}$) оценок параметров, с учетом площадей (S_i) занимаемых ними, по: $X_{ср} = \sum x_i S_i / \sum S_i$, где x_i – среднее в данной ВМ, $\sum S_i$ – обследованная площадь. Результаты осреднения показателей, характеризующих условия среды при формировании разных форм ГА в средней фазе зимы, по слоям и для выделенных ВМ, сведены в табл. 1.

Таблица 1 - Осредненные по слоям и зимним типам ВМ параметры физико-химического комплекса в Печорском море на первую половину февраля 2002-2005 гг.

Показатели и тип ВМ	Ряд, n	T_w	S	I_o	pH_{25}	NO_2	NO_3	$N_{ров}$	$P_{ров}$	C_{ex}	C_{av}
		$^\circ\text{C}$	$\%$	б/р		Формы азота, мкгN/дм^3			мкгP/дм^3	Сорг, мгC/дм^3	
а) по слоям											
Сл. 0-2 м	23	-1.33	33.52	0.043	8.01	2.1	70.5	514	13.8	2.20	0.98
Сл. 2-10 м	22	-1.19	33.78	0.037	7.95	1.2	96.8	276	11.6	2.33	0.89
Сл. > 10 м	15	-1.46	33.48	0.045	7.89	1.6	90.4	498	20.6	2.12	1.05
$Ср.(x)$		-1.33	33.58	0.042	7.96	1.7	83.7	443	14.4	2.21	0.98
б) по разновидностям вод											
БарВМ	8	-0.85	34.84	0.005	7.91	0.8	112.7	781	9.2	2.18	1.18
БарВМтр	25	-1.45	33.98	0.031	7.92	1.5	88.2	308	14.9	2.27	1.07
ПечСТ	6	-1.63	32.60	0.069	8.01	1.8	97.7	471	15.6	2.36	0.70
БелСТ	14	-1.51	32.76	0.064	8.02	2.1	68.4	537	14.6	2.03	1.05
<i>БелВМ*</i>	9	-1.07	27.43	0.216	7.95	2.0	60.1	381	21.1	2.51	1.72
$X_{ср}$		-1.34	33.68	0.038	7.95	1.5	90.8	508	13.5	2.20	1.04
Ряд		62	62	62	62	62	62	48	48	60	60

Прим.: n – длина ряда; T_w – температура воды, $^\circ\text{C}$; S – соленость, $\%$; I_o – доля пресной воды в смесях опресненных вод, по: $I_o = (S_i - S_m) / S_m$, где S_m – начальная соленость зимних БарВМ = 35%; pH_{25} – показатель водородного радикала, приведенный к 25°C ; NO_2 – концентрация нитритов, мкг N/л ; NO_3 – концентрация нитратов, мкг N/дм^3 ; $N_{ров}$ – азотсодержащие РОВ, мкг N/дм^3 ; $P_{ров}$ – фосфорсодержащие РОВ, мкг P/дм^3 ; C_{ex} – содержание биологически доступного нестойкого ОВ (углеродное БПК), мгC/дм^3 ; C_{av} – содержание устойчивого к биодеградации или стойкого ОВ (азотное БПК), мгC/дм^3 ; другие обозначения по тексту.

*данные по БелВМ, при расчете $X_{ср}$ для Печорского моря, не используются.

Анализ табл. 1 показывает, что ранжирование параметров осредненных по ВМ, согласно их уровню, образует закономерную последовательность – ряды ВМ. Причем, они соответствует пространственному градиенту свойств биотопов - форма реализации $grad X_i$ в рядах ВМ, такого общего вида:

$$\{NO_2, pH_{25}, P_{ров} \text{ и } C_{ex}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} \leq \text{БарВМтр} < (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \leq \text{БелВМ} \quad (\text{А})$$

$$\{T_w-S, I_0, NO_3, N_{\text{ров}} \text{ или } C_{\text{ав}}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМтр} > (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})\} \geq \text{БелВ} \quad (\text{В})$$

Выделение подобной структуры в массивах переменных физико-химического комплекса, связывается нами с особенностями попарного взаимодействия сопряженных ВМ: $\text{БарВМ} \rightarrow \text{БарВМтр} \rightarrow (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})$. Очевидно, что такие взаимодействия упорядочиваются по областям распространения ВМ и направлению их адвекции при переносе с СЗЗ на ЮВВ (см. рис. 1-2). Результатом является закономерное изменение свойств выделенных ВМ, фактически, образующих градиенты условий различных параметров ($\text{grad } X_i$), согласно распределению пелагических биотопов в направлении переноса вод: с СВВ на ЮВВ.

Следовательно, согласно характеру трансформации свойств ВМ по T_w , S -индексам и площадному распределению типов вод в первой половине февраля, на акватории Печорского моря поддерживается система квазистационарной циркуляции морских и опресненных вод (БелСТ и ПечСТ). Исходя из наблюдений за смежные годы в период 2002–2005 гг., она ежегодно воспроизводится для зимнего сезона и определяет восточный перенос стоковых течений поступающих из Белого моря и Печорской губы (рис. 1-2). В свою очередь, устойчивость распределения зимних разновидностей вод в Печорском море и формирование их свойств в виде упорядоченного пространства состояний по большинству параметров физико-химического комплекса, указывают на существование закономерностей, образование которых возможно только при общей устойчивости структуры выделенных ВМ. Именно это позволяет, с одной стороны, объединять данные наблюдений за смежные годы в единый массив (2002-2005) гг., с другой - по этому же критерию проводить его обоснованное разделение на однородные части, в том числе, для характеристики форм ГА.

Уровни форм ГА. Результаты анализа распределения ВМ разного генезиса, позволяют провести расчет параметров биохимического комплекса, применяя разбиение массива по выделенным разновидностям вод. Результаты осреднения форм ГА в двух вариантах: а) по слоям и б) по типам ВМ, сведены в табл. 2 (сохранены обозначения и структура табл. 1).

Ранжирование форм ГА по результатам их осреднения по ВМ (хотя и с вариациями), приводит к формированию рядов того же типа, что и для параметров физико-химического комплекса (АВ):

$$\{\text{ПА}, \text{АА}, V_{\text{крх}} \text{ и } V_{\text{бел}}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} < \text{БарВМтр} < (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (\text{А2})$$

$$\{t_{\text{бел}}, t_{\text{крх}}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМтр} \geq (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})\} \quad (\text{В2})$$

$$\{\Sigma B_{\text{бак}} \text{ и } \Sigma B_{\text{fit}}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМтр} \geq (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})\} \quad (\text{В3})$$

Последовательность ВМ упорядоченных в форме рядов АВ, для зимнего периода указывает на связь скоростей трансформации фосфор- и азотсодержащих РОВ с ферментами, катализирующими специфические реакции гидролиза. В свою очередь, изменения абсолютных концентраций РОВ, а также формирование их элементного состава по $C/N/P$, связаны с биологической активностью специализированных групп планктона в ВМ исследуемой акватории (табл. 1-2). Это следует из ранжирования данных по общему обилию фототрофного планктона (хлорофилл-содержащего) и гетеротрофных микроорганизмов, являющихся специализированными группами зимнего планктона [5].

Таблица 2 - Осредненные характеристики форм ГА водной среды в Печорском море и показатели обилия групп планктона в средней фазе зимы (1-15.02)

Показатели	Ряд, <i>n</i>	Формы гидролитической активности						Бактерии	Фототрофы
		ПА	АА	$V_{\text{бел}}$	$V_{\text{крх}}$	$t_{\text{бел}}$	$t_{\text{крх}}$	ΣB_{bak}	ΣB_{fit}
		ферм. ед./дм ³		мг/(дм ³ ч)		часы		мкгС/дм ³	
По слоям									
Сл. 0-2 м	10	263.0	85.6	21.1	4.4	17.3	4.6	21.72	0.64
Сл. 2-10 м	14	292.0	58.5	27.4	2.9	24.3	23.3	18.01	0.69
Сл. > 10 м	8	114.3	34.3	9.2	1.7	76.9	15.3	24.06	1.09
Ср.(х)	32	256.4	71.3	22.1	3.6	33.0	13.9	21.42	0.84
По типам ВМ									
БарВМ	5	86.5	23.5	6.9	1.2	80.7	10.4	43.78	2.87
БарВМтр	17	153.9	60.3	15.5	3.0	39.7	22.4	18.34	0.84
ПечСТ	4	434.0	115.3	34.7	6.2	11.8	5.7	14.58	0.20
БелСТ	6	599.1	90.3	48.2	4.5	6.4	3.5	20.67	0.53
БелВМ*	8	277.7	44.8	22.2	2.5	10.8	4.6	16.02	0.56
Хср	32	290.4	66.9	24.4	3.4	37.4	12.2	24.72	1.17
Ряд, <i>n</i>		32	32	32	32	32	32	61	52

*ПРИМ.: *n* – средняя длина эмпирического ряда; ПА – протеазная активность, ферм. ед/дм³; АА – амилазная активность, ферм. ед/дм³; $V_{\text{бел}}$ – удельная скорость деструкции белков, мг/(дм³ ч); $V_{\text{крх}}$ – скорость деструкции полисахаридов, мг/(дм³ ч); $t_{\text{бел}}$ – среднее время оборота белков (по азоказеину), часы; $t_{\text{крх}}$ – среднее время оборота полисахаридов (по крахмалу), часы; ΣB_{bak} – суммарная биомасса клеток бактерий (в единицах, Сорг), мкгС/дм³; ΣB_{fit} – биомасса фототрофного планктона (хлорофилл-содержащие, в Сорг), кгС/дм³.

данные по БелВМ, при расчете Хср для Печорского моря, не используются

На рис. 3 показано распределение характеристик интенсивности углеводного обмена в слое 0–2 м, подтверждающих сделанные выше заключения.

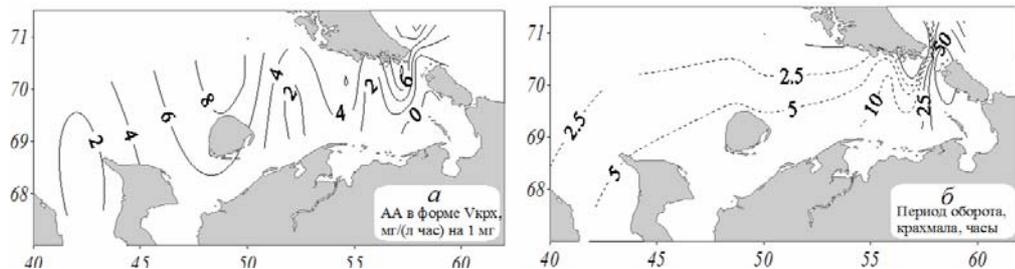


Рис. 3 - Пространственное распределение характеристик углеводного обмена за счет активности экзоферментов в водах Печорского моря для слоя 0–2 м:

а – скорость трансформации углеводов ($V_{\text{крх}}$, мг/(дм³ час) на 1 мг), по крахмалу, сечение основных изолиний через 2 мг/(дм³ час);

б – период оборота углеводов ($t_{\text{крх}}$, часы), сечение основных линий через 25 часов, вспомогательных (пунктир) – 2.5 часа.

Модели углеводного и азотного обмена. Структура образуемая разными формами ГА с физико-химическим комплексом, позволяет сформулировать квазилинейные модели описывающие изменчивость АА и ПА, скоростей трансформации и оборота для азотсодержащих ОВ и углеводов в зимних водах Печорского моря.

Для формирования уровня общей *протеолитической активности*, (по азоказеину) интегральный отклик водной среды на действие ведущих факторов среды, вида: (ПА = $f(x_i)$), выраженный в ферм. ед/дм³, имеет вид:

$$\text{ПА} = \exp\{(55.9 \ln pH_{25} + 0.267 \ln I_0) - 110.7\}, \text{ при } r_{xy} = 0.83 \text{ и } R^2 = 0.69, \quad (2)$$

если $\text{ПА} \leq 0.0$, то $\text{ПА} \rightarrow 0.01$.

где pH_{25} – показатель водородного радикала, приведенный к 25 °С;

I_0 – доля пресной воды в смесях морских вод (см. табл. 1), по: $I_0 = (S_i - S_m)/S_m$, где S_m – начальная соленость ядра зимних БарВМ, $S_m = 35\text{‰}$.

Согласно коэффициенту $R_p^2 = 0.68$, при длине ряда $n = 32$, аргументы модели 2 совокупно описывают до 70 % вариации зависимой ПА, поэтому она может рассматриваться как устойчивая [11].

Интегральный отклик водной среды на воздействие факторов разной природы в форме уровня *амилитической активности*, связанной со скоростью трансформации сложных углеводов (по крахмалу), выраженный в ферм. ед/дм³, имеет вид:

$$\text{АА} = \{[988.4V_{\text{Cit}} - 0.2B_{\text{элл}} - 2.7\Sigma B_{\text{Dt}}] - 3.7\}, \text{ при } r_{xy} = 0.73 \text{ и } R^2 = 0.53 \quad (3)$$

если $\text{АА} \leq 0.0$, то $\text{АА} \rightarrow 0.01$,

где $B_{\text{элл}}$ – биомасса (сырая) в группе бактерий, относящихся к коккобациллам (эллипсоидные формы клеток, при $L/d_m \geq 1.2$), мкг/дм³;

V_{Cit} – среднегрупповой объем клеток бактерий в подгруппе тонких, мелких бацилл (при $L/d_m \geq 8$), мкм³;

ΣB_{Dt} – биомасса (сырая) фототрофного (хлорофилл-содержащего) планктона относящегося к отделу диатомовых (классы *Pennatophyceae* и *Centrophyceae*), мкг/дм³.

Согласно коэффициенту $R_p^2 = 0.53$, при длине ряда $n = 32$, совокупность аргументов модели 3 описывает более 50 % вариации зависимой АА. Заметим, что эта модель вполне удовлетворительно описывает средние и высокие уровни АА, но неустойчива для низких. Вероятно, что при снижении этой формы ГА до предельно низкого уровня, она уже не контролируется учтенными в модели 3 аргументами.

Следовательно, результаты моделирования АА и ПА подтвердили заключения сделанные выше, на основе анализа рядов АВ(1-3), в отношении связей скоростей азотного и углеводного обменов (трансформации форм РОВ и ВОВ), с направлением трансформации T_w, S -индексов и развитием фототрофного и гетеротрофного планктона в зимние сезоны. Оценка эффективности моделей 2 и 3 включала выявление нелинейных эффектов взаимодействия между аргументами и оценку влияния неучтенных факторов на уровни ПА и АА. Результаты анализа приводятся в графической форме на рис. 4 а,б.

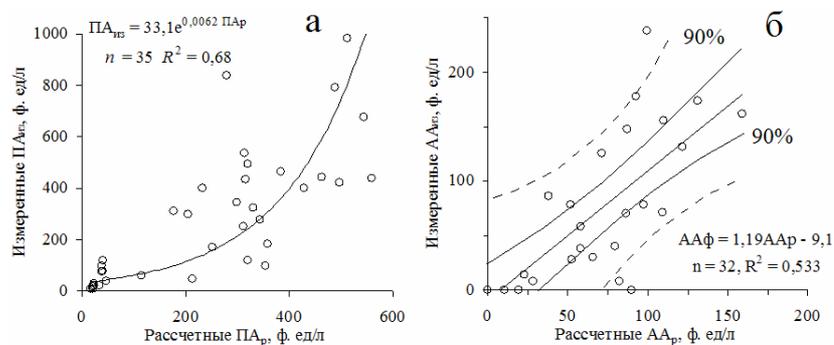


Рис. 4 – Анализ сходимости расчетных и фактически измеренных показателей, характеризующих формы внеклеточной гидролитической активности водной среды в Печорском море, показаны 90% доверительные интервалы ошибок линии регрессии (пунктир) и отдельных измерений (сплошными линиями): а – модель 2 оценки скорости трансформации белков (по азоказеину, мг/(дм³ ч)); б – модель 3 оценки скоростей разложения углеводов (по крахмалу, мг/(дм³ ч)).

Для модели 2 (рис. 4а) характерны существенные нелинейные эффекты, за счет взаимодействия факторов (модель экспоненциального типа). С другой стороны, высокая степень рассеивания экспериментальных точек в интервалах предельных ошибок измерений, указывает на сильное влияние неучтенных факторов. Тем не менее, статистически она имеет высокий уровень достоверности. Модель $AA = f(x_i)$ по сравнению с моделью азотного обмена, имеет качественно другую структуру связей (рис. 4б). Линиями на рисунке показаны 90% доверительные интервалы двух видов: а) для предельной ошибки регрессии (сплошные линии) и б) для ошибки отдельных измерений (пунктир). Интервалы рассчитаны по табулированным значениям t -критерия 90% вероятности [14]. Согласно распределению экспериментальных точек вдоль линии регрессии, нелинейные эффекты аргументов модели 3, вероятно, связаны с межбиотическими взаимодействиями системы продуценты–редуценты [4, 6].

Концентрационные зависимости уровня форм ГА от T_w и солености (S , ‰). Характер формирования разновидностей вод на акватории Печорского моря, как и наличие последовательности изменения их свойств при взаимодействии (см. табл. 1-2 и ряды АВ), указывают, что направление трансформации для большинства физико-химических и биологических переменных, сопряжены с изменением T_w, S -индексов (см. рис. 2а). Это распространяется и на изменчивость характеристик азотного и углеводного обменов за счет экзоферментов. Количественный анализ по типам ВМ разных форм ГА показывает на устойчивость их связей с T_w и S .

На рис. 5а по данным табл. 1-2, приводятся обобщенные результаты этого анализа, в форме зависимостей вида: $V_{крх} (V_{бел}) = f(T_w)$. Температурная зависимость в зимних водах Печорского моря, для обеих форм ГА имеет экспоненциальную форму. Обобщенные уравнения скоростей трансформации ($V_{крх} V_{бел} = f(T_w)$) представлены как однородная модель, вида:

$$V_{бел} = 1.952 \exp \{-1.82 T_w\}, \text{ при } r_{xy} = 0.79 \text{ и } R^2 = 0.63, \quad (4a)$$

$$V_{крх} = 0.275 \exp \{-1.837 T_w\}, \text{ при } r_{xy} = 0.95 \text{ и } R^2 = 0.91, \quad (4б)$$

где $V_{крх}$ – потенциальная скорость трансформации углеводов (по крахмалу), мг/(дм³ час) на 1 мг фермента;

$V_{бел}$ – потенциальная скорость трансформации белков (по азоказеину), мг/(дм³ час) на 1 мг фермента;

T_w – средняя для данной ВМ температура, °С (см. табл.1).

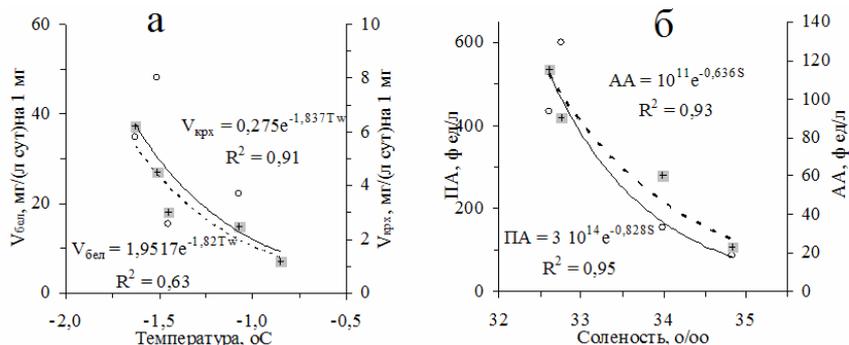


Рис. 5 – Обобщенные зависимости форм ГА водной среды от температуры (а), вида: $V_{крх}(V_{бел}) = f(T_w)$ и солености (б), вида $AA (PA) = f(S)$, с использованием осредненных для акватории Печорского моря в зимний сезон характеристик ВМ (см. табл. 1-2).

Уравнения вида: $(V_{бел})V_{крх} = f(T_w)$, описывают нелинейный рост потенциальных скоростей ферментативной трансформации белковых ОБ и углеводов в водной среде при изменении T_w (см. рис. 1-4). Согласно модели (4а), при снижении T_w диапазоне от

минус 0.8 до минус 1.7 °С, происходит относительный прирост скорости азотного обмена, с 10 до 40 мг/(дм³ час), в среднем в 4 раза, при падении T_w на 1.2 °С. В единицах общей ПА, это диапазон от 120 до 440 ферм. ед/дм³. В свою очередь, по модели (4б), при снижении T_w в том же T_w интервале, происходит относительный рост активности углеводного обмена, с 1.2 до 5.8 мг/(дм³ час) или в единицах АА - от 22 до 115 ферм. ед/л. Формы кривых, описываемые моделями 4а,б, имеют зеркальную форму по сравнению с стандартными температурными кривыми уравнения Вант-Гоффа-Аррениуса (правило Q_{10}).

На рис. 5б приводятся обобщенные результаты анализа зависимостей вида: АА (ПА) = $f(S)$. Зависимость для обеих форм ГА в зимних условиях носит стандартную экспоненциальную форму и представлена как однородная (по аргументу) модель, вида:

$$ПА = 3 \cdot 10^{14} \exp \{-0.83 S\}, \quad \text{при } r_{xy} = 0.98 \text{ и } R^2 = 0.95, \quad (5a)$$

$$АА = 10^{11} \exp \{-0.637 S\}, \quad \text{при } r_{xy} = 0.96 \text{ и } R^2 = 0.93, \quad (5б)$$

где: ПА – общая протеолитическая активность, ферм. ед/дм³;

АА – общая амилолитическая активность, ферм. ед/дм³;

S – средняя по данной ВМ соленость, ‰.

Уравнения вида: АА = $f(S)$ и ПА = $f(S)$, описывают нелинейный рост форм ГА в связи с опреснением вод, развивающимся по ходу переноса ВМ в Карское море.

Обсуждение результатов. Общая ГА водной среды в разных формах, в исследуемой части Печорского моря поддерживается в условиях сплошного перекрытия поверхности моря сезонными льдами (см. рис. 1б), при T_w близких к температуре замерзания вод данной S . Вместе с этим, традиционное представление о том, что при формировании гомотермии (или обратной плотностной стратификации), в зимние сезоны должно соблюдаться гомогенное распределение и для параметров физико-химического комплекса (пространственное или вертикальное, включая фосфор- и азотсодержащие РОВ) [5, 6], для акватории Печорского моря не выполняется (см. табл. 1).

Попарные взаимодействия между сопряженными ВМ: *БарВМ* → *БарВМтр* → (*БелСТ* ↔ *ПечСТ*) упорядочиваются по областям их распространения и направлению переноса с СЗЗ на ЮВВ (см. рис. 1-2). Результатом взаимодействия является закономерное изменение свойств выделенных ВМ, фактически, образующих градиенты условий ($grad X_i$) различных параметров, согласно распределению пелагических биотопов в направлении переноса вод. В первом приближении, полученные градиентные ряды $grad X_i$ типов ВМ, по характерным параметрам физико-химического комплекса, можно охарактеризовать так. Относительно консервативные в зимний сезон показатели (T_w - S , O_2 , NO_3 , $N_{ров}$ или $C_{ав}$) - образуют ряды отрицательных $grad X_i$ (форма В). Неконсервативные или лабильные в зимний сезон показатели (типа NO_2 , pH_{25} , $P_{ров}$ и C_{ex}), образуют положительные $grad X_i$ (форма А). Следовательно, согласно направлению трансформации свойств ВМ по T_w, S -индексам и площадному распределению зимних типов вод в первой половине февраля, на акватории Печорского море поддерживается система квазистационарной циркуляции морских и опресненных вод (БелСТ и ПечСТ).

Ее устойчивость определяется напором баренцевоморских форм ВМ, представленных трансформированными северо-атлантическими ВМ в составе Канинского и Колгуево-Печорского течений [5, 6, 15]. Это определяет восточный перенос и для стоковых вод поступающих из Белого моря и Печорской губы (рис. 1-2). В свою очередь, устойчивость распределения зимних разновидностей вод в Печорском море и формирование их свойств в виде упорядоченного пространства состояний для параметров физико-химического комплекса, указывают на существование закономерностей, образование которых возможно только при общей устойчивости

структуры в выделенных ВМ. Именно это позволяет, с одной стороны, объединять данные наблюдений за смежные годы в единый массив (2002-2005 гг.), с другой - по этому же критерию проводить его обоснованное разделение на однородные части, в том числе, для характеристики форм ГА.

Уровни форм ГА. Средние величины ПА для Печорского моря, отнесенные к февралю, составляют 256 ферм. ед/дм³ изменяясь в диапазоне от 0 до 984 ф. ед/дм³. Средняя скорость $V_{\text{бел}}$ деструкции белков оценивается в 22.1 мг/(дм³ ч), с вариациями в диапазоне от 0 до 79.7 мг/(дм³ ч). Максимальные величины $V_{\text{бел}}$ устойчиво наблюдаются в водах, находящихся под воздействием БелСТ и ПечСТ, где они достигают величин более 70 мг/(дм³ час). Время оборота азотсодержащих ОВ определенное по азоказеину $t_{\text{бел}}$, в среднем составляет 33.0 часа, с диапазоном от 1.6 до более 150 часов. Средние величины АА на акватории Печорского моря отнесенные к февралю, составили 71.3 ф. ед/дм³, изменяясь в диапазоне от 0 до 238 ф. ед/дм³. Средняя скорость деструкции полисахаридов $V_{\text{крх}}$ оценивается в 3.61 мг/(дм³ ч), с вариациями в диапазоне от 0 до 11.9 мг/(дм³ ч). Максимальные величины $V_{\text{крх}}$ наблюдаются в водах связанных с БелСТ и ПечСТ, где $V_{\text{крх}}$ достигают 7 мг/(дм³ час) и более, при этом положение максимумов $V_{\text{крх}}$ связано с типом ВМ. Время оборота углеводов определенное по обороту крахмала $t_{\text{крх}}$, в среднем составляет 13.9 часов, с диапазоном от 2.5 до 170 часов.

Согласно рис. 3 и табл. 2, скорость $V_{\text{крх}}$ и период оборота для углеводов $t_{\text{крх}}$ за счет сохранения активности амилаз, в зимний сезон близки к уровню внеклеточной активности ферментов этой формы ГА, наблюдаемого в восточной части Печорского моря для осеннего сезона [7]. При этом он близок и к средней активности ферментов наблюдаемом в летне-осенние сезоны для незагрязненных вод умеренных широт [12, 14, 17]. В свою очередь, ПА, скорость $V_{\text{бел}}$ и период оборота белков $t_{\text{крх}}$, характеризуются как очень высокие. В зимние сезоны эти показатели в 4 раза выше их уровня наблюдаемого в Печорском море для осеннего сезона [7]. Высокими величины ПА и $V_{\text{бел}}$ для этого сезона в Печорском море, являются и при их сравнении с другими объектами Русской Арктики, наблюдаемыми в разные сезоны, например, в Баренцевом или Белом морях [8, 9, 11, 17]. В зимний сезон, высокая скорость распада белков за счет внеклеточной активности протеаз, указывает на развитие интенсивных процессов азотного обмена в области БарВМтр (ледовая кромка). В целом, интенсивность трансформации, как углеводов, так и азотсодержащих форм ОВ, снижается в направлении общего переноса вод в Карское море (см. рис. 1, 3б) и от поверхности в толщу воды (табл. 2).

Упорядочивание свойств ВМ (табл. 1-2) в рядах АВ(1-3), указывает на связь скоростей трансформации РОВ с развитием групп фототрофного и органогетеротрофного планктона. Следовательно, попарные взаимодействия пространственно сопряженных разновидностей зимних ВМ, с одной стороны, формируют тип связей, с другой - поддерживают их устойчивость, определяя общую взаимосвязанность между параметрами гидрофизического, биологического и биохимического комплекса (см. рис. 2б, 3 и табл. 1-2). Вполне очевидно, что формирование в общем массиве данных, градиентных структур с упорядочиванием по разновидностям ВМ, т.е. $grad X_i$ и рядов вида (А,В), базируется на ядре быстро обновляющихся вод баренцевоморского генезиса. Физические характеристики и свойства этих вод, уровень для форм ГА и развитие населяющего их планктона, закономерно меняются по ходу переноса ВМ на восток под сплоченными льдами, во взаимодействии со смесями вод, образующихся под влиянием БелСТ и ПечСТ.

Для уровней ПА ($V_{\text{бел}}$) и АА ($V_{\text{крх}}$) водной среды, содержательную информацию заключенную в структуре рядов (АВ), для акватории Печорского моря в зимние

периоды можно обобщить таким образом. Характеристики форм ГА и интенсивность углеводного и азотного обменов, во-первых, закономерно распределяются в пространстве состояний ориентированном в направлении переноса вод, образуемого изменением свойств по параметрам $grad X_i$ в пелагических биотопах. Во-вторых, величины общей ГА принимают минимальные значения в ядре соленых, относительно теплых вод, закономерно нарастая по мере их трансформации пресным стоком. И наоборот, для вод стоковых течений интенсивность трансформации ОВ понижается, по мере их трансформации морскими водами. В третьих, интенсивность азотного и углеводного обмена за счет ГА водной среды, быстро понижается в направлении переноса вод – при удлинении «пути трансформации» ВМ. Поэтому, высокой общей ГА и ее разных форм (ПА и АА), в зимние сезоны не всегда соответствуют высокие удельные активности ферментов ($V_{крх}$, $V_{бел}$) либо соответствующие им ускоренные периоды оборота разных форм ОВ.

Модели форм ГА. Протеолитическая активность – ПА = $f(x_i)$, по модели 2 (см. рис. 4а), в качестве аргументов включает «внесистемный» показатель доли пресных вод I_0 и щелочно-кислотные условия pH_{25} . При этом показатель I_0 , в неявной форме связан с трансформацией свойств ВМ (по ходу переноса ВМ). Весьма вероятно, что с этим же фактором связаны и изменения pH_{25} в опресненных водах (см. рис. 1-2). Эти же параметры опосредованно учитывают влияние континента в таких формах как: уровень опреснения, стратификация или циркумграничный тип циркуляции (отметим, что помимо состава привносимого стоковыми течениями ОВ, см. далее). Исходя из физического смысла аргументов 2, содержательный смысл модели ПА = $f(x_i)$, может быть сформулирован так: «Общий уровень ПА, скорость деструкции белков (азотсодержащих ОВ) и интенсивность азотного обмена, определяемые активностью протеаз в водной среде, для ВМ Печорского моря в середине зимы, во-первых, преимущественно управляются комплексом абиотических факторов, при ведущей роли процесса смешения вод. Во-вторых, факторы среды нелинейно взаимодействуют между собой. В третьих, показатели АА снижаются почти на порядок, по ходу переноса вод в направлении Карского моря».

Амилолитическая активность связанная с углеводным обменом, согласно модели 3 (см. рис. 4б), полностью определяется комплексом биотических факторов. Согласно физическому смыслу аргументов - АА = $f(x_i)$, ее биологическое содержание может быть сформулировано так. «Уровень амилазной активности, скорость деструкции углеводов (полисахаридов) и интенсивность углеводного обмена в водах Печорского моря для средней фазы зимнего периода функционирования, определяемые гидролитической активностью амилаз в водной среде, во-первых, регулируются отдельными группами зимнего планктона. Во-вторых, уровень АА увеличивается пропорционально развитию гетеротрофной микрофлоры и обратно пропорционален обилию фототрофного планктона (при ведущей роли характеристик копиотрофных бактерий). В третьих, интенсивность углеводного обмена снижается на порядок по ходу переноса вод в Карское море». В отличие от модели (2) для ПА гидролаз, определяющих интенсивность азотного обмена, амилолитическая активность – связанная с углеводным обменом, определяется комплексом биотических факторов. В число аргументов вошли показатели обилия и характерные размеры, по-разному специализированных групп зимнего планктона. В связи с этим отметим, что характеристики лизирующих форм бактерий типа *Citophaga* (V_{Cit}), в настоящее время, рассматриваются как фактор бактериоцидности морских вод [18]. В свою очередь, группа *коккобацилл* ($V_{элл}$), обычно представлена бактериями *Paracoccus* (это 4-я основная группа по Берджи), которая характеризуется как грамотрицательные,

аэробные формы, развивающиеся на богатых ОВ средах – это бактерии-копиотрофы, основные трансформаторы свежего ОВ [6].

Концентрационная зависимость уровней для форм ГА от T_w . Связи скоростей трансформации ($V_{\text{крх}}/V_{\text{бел}} = f(T_w)$) в модели 4а,б (см. рис. 5а), имеют зеркальную форму по сравнению с стандартными температурными кривыми описываемыми уравнением Вант-Гоффа-Аррениуса (правило Q_{10}). Как известно, для положительного интервала T_w , средний температурный коэффициент ускорения: $Q_{10} \approx \text{const} \approx 2.25$, а средний показатель стандартной (экспоненциальной) функции в интервале T_w 0-10 °С: $Q_{10}^{0.1} = 1.0845$ [16].

Согласно нашим данным, скорости гидролитического расщепления белков и углеводов при отрицательных T_w , приближающихся к температуре замерзания вод данной S , не подчиняются закону Вант-Гоффа-Аррениуса (правилу Q_{10}). Именно поэтому, высокой общей гидролитической активности разных форм (ПА и АА) в зимних водах, не всегда соответствует высокая удельная скорость ($V_{\text{крх}}$ или $V_{\text{бел}}$) или снижение периодов оборота для форм ОВ (см. табл. 2, рис. 3 и 5а). Как следует данных табл. 1-2 и моделей 4а,б, низкие T_w мало влияют на интенсивность метаболизма большинства групп планктона, за счет их адаптации в форме концентрационной зависимости уровня форм ГА от температуры.

Известно, что в зимний сезон большая часть бактериопланктона относится к мезо- и психрофильным либо криофильным формам [18]. Ранее, неподчинение стандартной температурной зависимости Вант-Гоффа, показано для ферментов фосфорного и окислительно-восстановительного обменов, в диапазоне T_w 1–10 °С, по материалам Белого и Норвежского морей [8, 9, 18]. Этими же авторами установлено, что популяции микропланктона, при снижении T_w среды синтезируют изоферменты с низкой энергией активации основных реакций метаболизма (3-6 Дж/М), по сравнению с неадаптированными видами (15-20 Дж/М). Таким образом, абсолютный рост концентрации ферментов ПА и АА в водной среде (сопряженный с направлением переноса БарВМ, рис. 3, 5а), в сочетании с синтезом изомеров адаптированных к условиям низких T_w , позволяет психрофильным организмам планктона поддерживать стабильную интенсивность обмена даже зимой. Причем, вполне сопоставимую с скоростями трансформации ОВ в условиях теплых вод умеренных широт и с летним сезоном (табл. 2).

Зависимость форм ГА от солености (S, ‰). Согласно моделям АА (ПА) = $f(S)$, снижение солености в направлении стоковых течений (БелСТ и ПечСТ), приводит к резкому росту уровней АА и ПА (см. рис. 5б). Можно предполагать, что причиной этого являются изменения в составе ОВ, в связи с разбавлением морских вод пресным стоком – вынос аллохтонного ОВ, обогащенного Сорг и его стойкой к биодеградации формой [4]. Поэтому T_w никак не может рассматриваться как единственный регулятор скоростей трансформации ОВ в экосистеме Печорского моря, даже в зимний период (см. выше табл. 1-2 и рис. 5а).

Выводы. Сравнительный анализ активности протеаз и амилаз в средней фазе зимнего сезона показал, что характерными чертами для вод Печорского моря являются высокая интенсивность азотного и низкий уровень углеводного обмена, что связано с особенностями развития гидробионтов в условиях устойчивого опреснения стоковыми течениями. Средние величины амилазной и протеазной активности составили 70 и 256 ферм ед/дм³, соответственно. Средние скорости распада белков оцениваются в 22 мг/(дм³ ч), для полисахаридов – 3.6 мг/(дм³ ч) на 1 мг экзофермента, а период оборота для азотсодержащих ОВ, составил – 33 часа, а для полисахаридов – 14 часов, соответственно. Выявлено закономерное распределение уровня разных форм ГА по типам ВМ, вдоль градиента параметров физико-химического комплекса. Установлено повышение всех форм ГА для области T_w в среде, близких к температурам замерзания вод (от -0.7 до -1.9 °С), приводящих к отклонению от кривой Вант-Гоффа-Аррениуса (правило Q_{10}). Такой рост ГА следует рассматривать как форму температурной адаптации сообществ планктона в зимний период. Выполнено моделирование условий формирования уровней протео- и амилазной активности водной среды, по результатам которого выделены комплексы факторов, определяющие закономерности их распределения в ВМ и интенсивность азотного и углеводного обменов для вод Печорского моря в средней фазе зимы (февраль). В результате исследования установлено, что скорости трансформации разных форм ОВ регулируются совокупностью условий, главными из которых являются доступность того или иного соединения в качестве субстрата

данной ферментной системы, а также физиологическое состояние узко специализированных групп планктона (как фототрофного, так и гетеротрофного).

Список литературы

1. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. – Киев: Наук., думка, 1971. – 252 с.
2. Christian J.R., Karl D.M. Bacterial ectoenzymes in marine waters // *Limnol. and Oceanogr.* 1995. – Vol. 40, N 6. – P. 1042–1049.
3. Долгоносов Б.М., Губернаторова Т.Н. Механизмы и кинетика деструкции органического вещества в водной среде. – М.: КРАСАНД, 2011. – 208 с.
4. Заварзин Г.А., Заварзина А.Г. Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // *Микробиология* - 2009 - Т. 78, №5. – С. 579-591.
5. Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социэкономические проблемы) / Под ред. Е.А. Романкевича, А.П. Лисицина, М.Е. Виноградова. – М.: Изд-во «МОРЕ», 2003. – 502 с.
6. Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря / Ч.-корр. РАН, проф. Г.Г. Матишов. – Апатиты: КНЦ РАН, 1996. – 162 с.
7. Шевченко В.П., Поллипова Н.В., Айбулатов Н.А., Гордеев В.Ю., Зернова В.В., Корнеева Г.А., Матюшенко В.А. Особенности распределения взвеси и ферментативной активности в прибрежных водах о-ва Вайгач // *Арктика и Антарктика*. Вып. 3 (37). - М.: Наука, 2004. – С.211–227.
8. Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. Органическое вещество в водах арктических морей // *Арктика и Антарктика*. Вып. 1 (35). - М.: Наука, 2002. – С. 172–192.
9. Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. Скорость трансформации органического вещества в экосистемах арктических морей. // *Арктика и Антарктика*. Вып. 3 (37). - М.: Наука, 2004. – С.171–195.
10. Бардан С.И., Корнеева Г.А. Экологические факторы формирования и моделирование уровня гидролитической ферментативной активности водных масс на приустьевом взморье Оби и Енисея в зимний период // *Изв. РАН., сер. биол.* - 2004. – №5. – С. 601–625.
11. Бардан С.И., Корнеева Г.А. Внутрисезонные тенденции трансформации форм ОВ и ферментативной активности водной среды в зимний период в морях Русской Арктики // *Изв. РАН. сер. биол.* – 2006. № 6. – С.731-745.
12. Корнеева Г.А. Оценка функционального состояния морской воды Черного моря по уровню гидролитических ферментативных активностей // *Изв. РАН. Сер. биол.* - 1993. № 6. С. 909.
13. *Руководство по методам химического анализа морских вод.* /Под ред.: С.Г.Орадовского. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 208 с.
14. Корнеева Г.А. Использование ферментных тест-систем для мониторинга состояния морских вод Черного моря // *Изв. РАН. Сер. биол.* - 1996. - № 5. - С. 589–597.
15. Бардан С.И. Система однородных показателей при количественном описании смешения морских и пресных вод и классификационные критерии деления областей их взаимодействия // *Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: Тез. докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 10-12 марта 2010 г.)* – Апатиты: КНЦ РАН, 2010. - С. 24—27.
16. Винберг Г.Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры / *Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем.* – Л.: Наука, 1987. – С. 5–34.
17. Корнеева Г.А., Лунова М.В. Эколого-биохимические исследования морской воды Белого моря. // *Изв. РАН, Сер. биол.* - 1999, №5, С.592–601.
18. Мишустина И.Е., Батурина М.В. Ультрамикрорганезмы и органическое вещество океана. – М: Наука, 1984.– 94с.

Форми гідролітичної активності водного середовища і закономірності її формування в зимовий сезон на прикладі Печорського моря. Бардан С.І., Сербов М.Г., Корнеева Г.О.

Досліджена гідролітична активність (ГА) водного середовища за рахунок екзоферментів, які визначають рівні її протеолітичної і амілолітичної форм. Встановлені закономірності розподілу форм ГА по типам вод. За результатами моделювання встановлені комплекси факторів, які визначають закономірності розподілу та інтенсивність азотного та вуглеводородного обміну в водах Печорського моря в середині зими (лютий).

Ключові слова: водні маси, гідролітична активність, амілази, протеази моделювання.

Forms of hydrolytic activity of the water environment and patterns of its formation in the winter season on the case study of the Pechora sea. S.I. Bardan, M.G. Serbov, G.A. Korneieva,

Hydrolytic activity (HA) of the water environment due to exoenzymes which condition the levels of its proteolytic and amylolytic forms is under study. Patterns for distribution of HA forms in water types are ascertained. The simulation results in singling out the factor complexes, identifying the patterns for distribution and the intensity of nitrogen and carbohydrate exchanges in the waters of the Pechora Sea in the midwinter period (February).

Keywords: water masses, hydrolytic activity, amylases, proteases, simulation.