

ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК (577.152.1:577.112.384)582.26

В.В. ГРУБІНКО, О.І. БОДНАР, О.В. ВАСИЛЕНКО, А.І. ЛУЦІВ, Г.Б. ВІНЯРСЬКА

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

ФУНКЦІОНУВАННЯ ГЛУТУМАТДЕГІДРОГЕНАЗНОГО ШЛЯХУ ЗВ'ЯЗУВАННЯ АМОНІЮ У ПРІСНОВОДНИХ ВОДОРОСТЕЙ

Показано, що адаптаційний потенціал прісноводних водоростей (*Anabaena cylindrica* Lemm. HPDP-1, *Navicula atomus* (Näg.) Grun. АСКУ 12-02, *Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. IBASU-A 371, *Chlorella vulgaris* Beijer.) до аміаку в фізіологічних умовах характеризується загальними принципами – глутаматдегідрогеназа здійснює зв'язування чи виведення аміаку з клітин залежно від екологічних умов існування водоростей та їх потреб у азоті, а глутамінсинтетаза є спряженим ферментом у разі активації глутаматдегідрогеназного шляху фіксації аміаку рослинами. Однак адаптаційні перебудови азотного метаболізму за участю глутаматдегідрогенази та глутамінсинтетази виявляється у зміні активності залежно від виду водоростей, бо цей процес спрямований на реалізацію стратегій адаптації синьозелених, діатомових і зелених водоростей до умов існування.

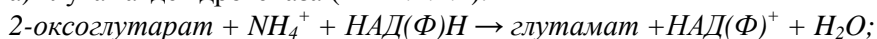
Ключові слова: прісноводні одноклітинні водорості, амоній, глутаматдегідрогеназа, глутамінсинтетаза

Відомо, що одними з визначальних чинників формування продуктивності водних екосистем та якості поверхневих вод є неорганічні сполуки Нітрогену (NO_3^- , NO_2^- та NH_4^+). Екологічний гомеостаз сполук Нітрогену у водних екосистемах визначається швидкістю їх утворення за рахунок біогеохімічних процесів, метаболізму гідробіонтів, а також надходженням з антропогенних джерел та перетворенням і зв'язуванням у мікробіологічних та біохімічних процесах, що сукупно формує малий колообіг Нітрогену [16, 19]. Його швидкість і ефективність визначається як неорганічними реакціями, так і метаболічною активністю біоти.

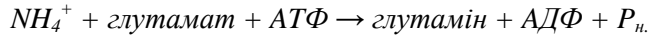
В аеробних та анаеробних умовах в результаті амоніфікації і автолізу білкових сполук утворюється аміачний азот (NH_4^+), який в аеробних умовах окиснюється до нітритного азоту (NO_2^-), а далі до нітратного азоту (NO_3^-). Нітрат-іон (NO_3^-) надалі поглинається водоростями та вищими водними рослинами, бо він становить основу їх азотного живлення. При окисненні різноманітних органічних субстратів і молекулярного азоту в результаті здійснюється процес денітрифікації $[\text{CH}_2\text{O}] + \text{NO}_3^- = \text{N}_2 + \text{CO}_2$. Цьому перешкоджає розчинений кисень (якщо його є достатня кількість), що є акцептором електронів замість нітрат-іона (NO_3^-). Нестача розчиненого кисню викликає зниження вмісту нітратів (NO_3^-) та накопичення нітритного (NO_2^-) і аміачного (NH_4^+) азоту [3, 19].

Зелені водорості здатні засвоювати нітрити, нітрати та солі амонію, а останній становить собою субстрат для амонійзв'язуючих ферментів рослин [6]. Серед них найефективнішими є:

а) глутаматдегідрогеназа (КФ 1.4.1.2):



б) глутамінсинтетаза (КФ 6.3.1.2):



Глутаматдегідрогеназа каталізує взаємоперетворення α -кетоглутарату і глутамату, при якому одночасно відбувається взаємотрансформація неорганічного азоту амонію і органічного α -амінного азоту. Роль відновника може відігравати НАДН або НАДФН [14]. Далі за дії трансаміназ азот глутамінової кислоти перерозподіляється, включаючись до складу інших амінокислот [10].

Необхідно зазначити, що амонійний та нітратний азот за певних умов – рівноцінні джерела живлення для рослин. Переважне поглинання амонійного азоту відбувається тоді, коли NH_4^+ є єдиним джерелом азоту [1, 6, 8]. Використання рослинами амонійного або нітратного азоту залежить від ряду факторів, найважливішими з яких є: біологічні особливості виду рослин, забезпеченість її вуглеводами, реакція середовища, наявність кальцію, калію та інших елементів живлення, в тому числі мікроелементів. При нейтральній реакції амонійний азот засвоюється рослинами краще, а при кислій – гірше, ніж нітратний [5].

Поглинання NH_4^+ може відбуватись пасивно з допомогою полегшеної дифузії через NH_4^+ специфічний канал, що веде до різкої деполаризації клітинної мембрани. При поглинанні іону амонію викинутий з клітини протон в основному залишається поза нею, тому рН зовнішнього середовища знижується [8]. Газоподібний NH_3 може адсорбуватись через продири, він більш токсичний, ніж NH_4^+ , бо викликає різке підвищення рН у цитозолі, що пригнічує фермент глутамінсинтетазу і блокує весь метаболізм азоту. Головна різниця між поглинанням NO_3^- і NH_4^+ в їх чутливості до рН зовнішнього середовища: NH_4^+ краще поглинається при нейтральному рН 7, а в кислому середовищі його поглинання знижується. NO_3^- , навпаки, краще поглинається при кислому рН 5,5, бо потрібно багато протонів для котранспорту нітратів [8].

Нітрати, перш ніж будуть використані для синтезу азотовмісних органічних речовин, мають бути відновлені до NH_4^+ . Амоній у великих концентраціях токсичний для рослин, бо він руйнує протонний градієнт на мембранах, який використовується при транспорті електронів у процесах фотосинтезу, дихання, а також при транспорті метаболітів у вакуолі. Клітини рослин здатні швидко знижувати токсичний ефект амонію, утвореного як при відновленні нітратів, так і при інших процесах, шляхом його швидкої асиміляції з утворенням глутаміну і глутамінової кислоти або швидкого перекидання у вакуолі [8].

Аміак бере участь у біосинтезі азотовмісних речовин у рослинній клітині, бо є єдиною і універсальною вихідною формою неорганічного азоту для біосинтезу амінокислот, амідів і білків, є не тільки кінцевим продуктом їх деградації, але й ефективним регулятором клітинної активності [1].

Метою дослідження було вивчення особливостей зв'язування аміаку водоростями в культурі.

Матеріал і методи досліджень

Об'єктами лабораторних досліджень були альгологічно чисті культури зелених (*Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. IBASU-A 371 (= *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. та *Chlorella vulgaris* Beijer.), синьозелених (*Anabaena cylindrica* Lemm. HPDP-1) та діатомових (*Navicula atomus* (Näg.) Grun. АСКУ 12-02) водоростей, отриманих із колекцій Інституту ботаніки НАН України та Інституту гідробіології НАН України.

Зелені та синьозелені водорості культивували у середовищі Фітцджеральда в модифікації Цендера і Горхема №11 при температурі 22–25°C та освітленні лампами денного світла (інтенсивність 2500 лк) протягом 16 годин на добу [9]. Діатомею *N. atomus* вирощували на середовищі Болда за температури 18±1°C в умовах природного світла (північна експозиція) [15].

Для визначення активності ферментів, що зв'язують амонійний азот, готували гомогенати біомаси водоростей. При цьому їх клітини відділяли від середовища за допомогою мембранних фільтрів Синпор № 4 (діаметр пор 0,85 мкм). Під час приготування гомогенатів використовували 5 мМ трис-НСІ буфер (рН = 7,6), який містив 0,5 М сахарози, 0,005 ЕДТА, 0,01 М КСІ та 0,001 М MgCl_2 у співвідношенні 1:5 (сира маса : об'єм буферу) і розтирали у механічному гомогенізаторі при 7000 об./хв. Потім гомогенати центрифугували при 5000

об./хв. протягом 15 хв. для осадження уламків клітинних стінок. Одержану надосадову суспензію використовували для подальших експериментальних досліджень. Всі процедури здійснювали за температури +4°C.

Активність глутаматдегідрогенази (КФ 1.4.1.2) визначали спектрофотометричним методом на СФ-46 за швидкістю окиснення НАДН або НАДФН в реакційній суміші, що складалася із ферментної суспензії, 50 мМ трис-НСІ буфера (рН = 7,2 та рН = 8,3); 10 мМ α-кетоглутарату; 0,025 мМ НАДН (НАДФН) і 20 мМ (NH₄)₂НРО₄. Ферментну активність виражали в мкмоль НАДН (НАДФН)/мг білку·хв [12].

Активність глутамінсинтетази (КФ 6.3.1.2) досліджували в синтетазній реакції [2]. Реакційна суміш при визначенні активності ГС фосфатним методом містила 25 мМ трис-НСІ буфер (рН = 7,2), 16 мМ глутамату натрію, 6 мМ NH₄СІ, 6 мМ MgSO₄, 15 мМ АТФ та буферний екстракт в кількості, необхідній для утворення 1–10 мкмоль глутаміну протягом 45 хв. при 35 – 37°C. Реакцію зупиняли додаванням 4,0 мл 1,8% FeSO₄ у 0,3 М Н₂SO₄ та 0,4 мл 6,6 % (NH₄)₆Мо₇О₂₄ у 7,5 М Н₂SO₄, і фотометрували на спектрофотометрі СФ-46 при 700 нм проти контрольного розчину. Ферментну активність виражали в мкмоль Р_н/мг білку·хв.

Вміст білків в усіх варіантах досліджень визначали згідно методики, наведеної у роботі [17].

Вміст амонійного азоту встановлювали, використовуючи колориметричний метод [7].

Активну реакцію середовища (рН) встановлювали за допомогою іономіру ЭВ-74.

Одержані дані опрацьовані методами варіаційної статистики з використанням t-критерію Стьюдента.

Результати досліджень та їх обговорення

У результаті досліджень встановлені такі показники ферментної активності (табл.).

Таблиця

Активність ферментів азотного обміну у водоростей та вміст іонів NH₄⁺ у середовищі їх культивування, (M±m, n=6)

Активність фермента	Вид водоростей			
	<i>A. cylindrica</i>	<i>D. communis</i>	<i>Ch. vulgaris</i>	<i>N. atomus</i>
НАДН-глутаматдегідрогеназа, мкмоль НАДН / мг білку·хв.	(2,57±0,21) 10 ⁻³	(10,25±0,23) ·10 ⁻³	(51,28±2,05) 10 ⁻³	—
НАДФН-глутаматдегідрогеназа, мкмоль НАДФН / мг білку·хв.	(2,23±0,28) ·10 ⁻³	(14,51±0,53) 10 ⁻³	(80,44±3,10) 10 ⁻³	—
Глутамінсинтетаза, мкмоль Р _н / мг білку·хв.	(32,20±2,87) 10 ⁻³	(8,87±0,15) 10 ⁻¹	(36,78±2,87) 10 ⁻¹	(2,50±0,04) 10 ²
NH ₄ ⁺ , мг N/дм ³	0,283±0,014	0,134±0,012	0,344±0,025	0,029±0,001
рН	9,45 – 9,50	9,35 – 9,45	9,30 – 9,50	7,25 – 7,30

Примітка: “—” – активність ферменту не визначали.

Глутаматдегідрогеназа (ГДГ) є одним з найпоширеніших ферментів [13]. Тому, очевидно, відсутність результатів щодо активності ГДГ у діатомовій водорості *N. atomus* зумовлена її низькою активністю або, як зазначено у [6], за нормальних умов ГДГ може бути репресованою або неактивною, а ефективно брати участь в асиміляції амонію лише при високій його концентрації. Це у нашому випадку підтверджується мінімальним вмістом аміаку у середовищі. Для синьозелених і зелених водоростей виявлена досить низька активність обох глутаматдегідрогеназ, що, скоріш за все, обумовлено її низькою спорідненістю до іону амонію [20] та невисоким вмістом аміаку у середовищі. Активності цих ферментів у зелених

водоростей були суттєво вищими порівняно із синьозеленими, що обумовлене їх вищою фізіологічною активністю [4].

Відомо [6], що НАДН-ГДГ є катаболічним ферментом і здійснює, переважно, дезамінування, а НАДФН-ГДГ – анаболічним і здійснює амінування. Разом з тим, глутаматдегідрогеназа має, очевидно, структурне та функціональне розмежування, тому одна з форм міститься у цитоплазмі, а інша зв'язана з мембранами. Встановлено, що у деяких зелених одноклітинних водоростей неспецифічна до коферменту ГДГ знаходиться у мітохондріях, де вона здійснює дезамінування глутамату, постачаючи на дихальний ланцюг відновлений НАДН і частково регулює енергетичний баланс мітохондрій [18].

Для одноклітинних водоростей встановлено [3], що максимальна активність глутамінсинтетази (ГЗ) (в межах фізіологічної норми) спостерігається при тій мінімальній концентрації амонію, яка забезпечує нормальний ріст і розвиток культури. Відповідно і активність НАДФН-глутаматдегідрогенази буде збільшуватися з метою забезпечення необхідної кількості субстрату для ГС. У рослин існує певне співвідношення вказаних реакцій: при концентрації аміаку в клітині до 50 мкмоль [14] першою протікає глутамінсинтетазна реакція, а при вищих значеннях вмісту аміаку активується глутаматдегідрогеназа. Тобто при високих концентраціях амонійного азоту механізми регуляції здійснюються таким чином, що у клітині відбувається мобілізація всіх резервів для його зв'язування, що запобігає інтоксикації клітини. Отже, амоній є не тільки єдиною та універсальною вихідною формою неорганічного азоту для біосинтезу білків і кінцевим продуктом їх розпаду, але і ефективним регулятором клітинної активності [14]. Поряд з цим глутамінсинтетазна активність в синтетазній реакції, як первинна і визначальна детоксикуюча гілка через синтез глутаміну, є значно вищою у всіх досліджуваних нами видів водоростей.

Desmodesmus communis характеризувалася найвищою активністю глутамінсинтетази, що обумовлено активними метаболічними процесами, які притаманні для зелених водоростей. Серед досліджуваних водоростей, ціанобактерія мала найнижчу активність ГС, але вищу, ніж ГДГ, що визначає її первинність у процесах асиміляції аміаку.

На клітинах *Chlorella* та на багатьох інших організмах доведено, що основним фактором, який регулює активність глутамінсинтетази, є амоній. Оскільки фермент характеризується високою спорідненістю до амонію, тому при його значних концентраціях швидко втрачається функціональна активність ферменту [6]. Як було зазначено вище, при підвищених рівнях аміаку глутаматдегідрогеназа інактивується, а глутамінсинтетаза починає виконувати провідну роль у зв'язуванні амонію. Це, ймовірно, є еволюційно сформованим механізмом регуляції асиміляції амонію, який допомагає зберегти клітині необхідне співвідношення концентрацій АТФ/АДФ+АМФ, що порушується при інтенсивному синтезі глутаміну [14].

Наявність у середовищі амонійного азоту сприяє амідуванню, насамперед, глутамінової та аспарагінової кислот. Ці аміді в клітинах водоростей виконують роль транспортної та резервної форм азоту [11]. Доведено, що включення аміаку до глутаміну протікає набагато інтенсивніше, ніж до складу інших амінокислот [6]. Отже, у водоростей саме глутамін є сполукою, за допомогою якої відбувається швидке і легке зв'язування та резервування в органічну форму екзогенного та ендogenous аміаку [11]. У середовищі культивування, у результаті фізіологічної або патологічної екскреції, може накопичуватися глутамат. При цьому концентрація клітинних і позаклітинних амінокислот у синьозелених водоростей є вищою порівняно з зеленими, що підтверджується більшим вмістом аміаку у середовищі *A. cylindrica*, порівняно з *D. communis*. На противагу, у середовищі діатомової водорості амонійного азоту практично не виявлено, а активність глутамінсинтетази *N. atomus*, скоріш за все, зумовлена наявністю та утилізацією метаболічно обумовленого ендogenous аміаку.

За рахунок активного функціонування системи зворотньої глутаматдегідрогенази у клітинах водоростей може здійснюватися первинна детоксикація надлишкового аміаку, який інтенсивно утворюється за дії важких металів, а також забезпечуватися необхідними субстратом ферментна система синтезу амідів. Крім того, певну роль глутаматдегідрогеназа відіграє у підтриманні гомеостазу метаболітів та регуляції швидкості аеробної системи окиснення у циклі трикарбонових кислот, де важливе місце займає α -кетоглутарат, що є

субстратом цієї реакції. Це більшою мірою стосується НАД-ГДГ, яка перетворює глутамат в α -кетоглутарат та відновлює НАД⁺.

Активність глутамінсинтетази піддається дуже складній регуляції, що не дозволяє зробити однозначного висновку щодо зміни та регуляції активності ферменту у клітинах водоростей. Можемо лише підтвердити основну роль глутамінсинтетази в асиміляції амонію та його амідуванні для всіх видів водоростей, відмітити досить високу активність та стабільність функціонування ферменту.

Висновки

Адаптаційний потенціал прісноводних водоростей в нормальних фізіологічних умовах характеризується загальними принципами – глутаматдегідрогеназа здійснює зв'язування чи виведення аміаку з клітин залежно від екологічних умов існування водоростей та їх потреб у азоті, а глутамінсинтетаза є допоміжним ферментом у разі активації глутаматдегідрогеназного шляху фіксації аміаку рослинами. Однак адаптаційні перебудови азотного метаболізму за участю глутаматдегідрогенази та глутамінсинтетази проявляється у зміні активності залежно від виду водоростей, бо цей процес спрямований на реалізацію стратегій адаптації до умов існування синьозелених, діатомових і зелених водоростей.

1. Брей С. Азотный обмен в растениях / С. Брей. — М.: Агропромиздат, 1986. — 200 с.
2. Евстигнеева З.Г. Определение активности глутаминсинтетазы / З.Г. Евстигнеева, Е.А. Громыко, К.Б. Асеева // Биохимические методы. — М.: Наука, 1980. — С. 84—86.
3. Ключенко П.Д. Метаболізм азоту у прісноводних водоростей та його роль у формуванні їх угруповань і якості води : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. біол. наук : спец. 03.00.17 "Гідробиологія" / П.Д. Ключенко. — К., 2002. — 42 с.
4. Ключенко П.Д. Особенности ассимиляции аммонийного азота зелеными и синезелеными водорослями / П.Д. Ключенко, В.В. Грубинко, Г.Б. Гуменюк [и др.] // Гидробиол. журн. — 2002. — Т. 38, № 2. — С. 88—93.
5. Кореньков Д.А. Справочник агрохимика / Д.А. Кореньков, К.А. Гаврилов, К.А. Гаврилов, И.А. Шильников [и др.]. — М.: Россельхозиздат, 1980. — 286 с.
6. Кретович В.Л. Усвоение и метаболизм азота в растениях / В.Л. Кретович. — М.: Наука, 1987. — 486 с.
7. Лурье Ю.Ю. Химический анализ производственных сточных вод / Ю.Ю. Лурье, А.И. Рыбникова. — М.: Химия, 1974. — 336 с.
8. Макрушин М. М. Фізіологія рослин. / За ред. М.М. Макрушина. — Вінниця: Нова Книга, 2006. — 416 с.
9. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Л.А. Сирено, А.И. Сакевич, Л.Ф. Осипов [и др.]; под ред. А.В. Топачевского. — Киев: Наукова думка, 1975. — 247 с.
10. Мецлер Д. Биохимия. В 3-х т./ Д. Мецлер. — М.: Мир, 1990. — Т. 2. — 608 с.
11. Сакевич А.И. Метаболизм водорослей как фактор детоксикации аммонийного азота водной среды / А.И. Сакевич // Альгология. — 1997. — Т. 7, № 1. — С. 3—9.
12. Софьин А.В. Глутаматдегидрогеназы одноклеточной зеленой водоросли *Ankistrodesmus braunii*. Кинетические свойства / А.В. Софьин, В.Р. Шатилов, В.Л. Кретович // Биохимия. — 1984. — Т. 49, № 2. — С. 334—343.
13. Шатилов В.Р. Энзимология ассимиляции аммония в одноклеточных зеленых водоростях : автореф. дис. на соискание науч. степени докт. биол. наук : спец. 03.00.04 "Биохимия" / В.Р. Шатилов. — М., 1986. — 46 с.
14. Шатилов В.Р. Глутаматдегидрогеназы // Энзимология ассимиляция аммония у растений : сб. науч. трудов / В.Р. Шатилов. — М.: ВИНТИ, 1987. — (Итоги науки и техники. Серия "Биологическая химия" ; Т. 24). — С. 4—104.
15. Beakes G., Canter H.M., Jaworski G.H.M. Zoospores ultrastructure of *Zygorhizidium affluences* Canter and *Z. planktonicum* Canter, two chytrids parasitizing the diatom *Asterionella formosa* Hassall. // Can. J. Bot. — 1988. — Vol. 66, № 6. — P. 1054—1067.
16. Camargo J.A., Alonso A. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. — 2006. — Retrieved December 10, 2010, from <http://www.aseanenvironment.info/Abstract/41013039.pdf>.

17. Lowry O. H., Rosenbroug N. I., Farr A. L., Randall R. I. Protein measurement with the folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, № 1. — P. 265—275.
18. Mifflin B.J., Habash D.Z. The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in nitrogen utilization of crops // J. Exp. Bot. — 2002. — Vol. 53, № 370. — P. 979—987.
19. Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future / Galloway J. N., Dentener F. J., Capone D. G. [et al] // Biogeochemistry. — 2004. — Vol. 70, № 2. — P. 153—226.
20. Wootton J.C. Re-assessment of ammonium-ion affinities of NADP-specific glutamate dehydrogenases. Activation of the *Neurospora crassa* enzyme by ammonium and rubidium ions // Biochem J. — 1983. — Vol 209, № 2. — P. 527—531.

В.В. Грубинко, О.И. Боднар, О.В. Василенко, А.И. Луцив, Г.Б. Винярская

Тернопольский национальный педагогический университет имени Владимира Гнатюка

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ГЛУТУМАТДЕГИДРОГЕНАЗНОГО ПУТИ СВЯЗЫВАНИЯ АММОНИЯ У ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Показано, что адаптационный потенциал пресноводных водорослей (*Anabaena cylindrica* Lemm. HPDP-1, *Navicula atomus* (Näg.) Grun. ACKU 12-02, *Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. IBASU-A 371, *Chlorella vulgaris* Beijer.) к аммонии в физиологических условиях характеризуется общими принципами – глутаматдегидрогеназа осуществляет связывание или выведение аммиака из клеток в зависимости от экологических условий существования водорослей и их потребности в азоте, а глутаминсинтетаза является сопряженным ферментом в процессе активации глутаматдегидрогеназного пути фиксации аммиака. Однако адаптационные перестройки азотного метаболизма при участии глутаматдегидрогеназы и глутаминсинтетазы проявляются в изменении активности в зависимости от вида водорослей, поскольку этот процесс направлен на реализацию стратегии адаптации синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей к условиям существования.

Ключевые слова: пресноводные одноклеточные водоросли, аммоний, глутаматдегидрогеназа, глутаминсинтетаза

V.V. Grubinko, O.I. Bodnar, O.V. Vasilenko, A.I. Luziv, G.B. Vinyarska

Ternopil National Pedagogical University named after Volodymyr Hnatiuk, Ukraine

FUNCTION OF GLUTAMATE DEHYDROGENASE PATWAY ASSIMILATION OF AMMONIUM IN FRESHWATER ALGAE

It is shown that the adaptive capacity of freshwater algae (*Anabaena cylindrica* Lemm. HPDP- 1, *Navicula atomus* (Näg.) Grun. ACKU 12-02, *Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. IBASU-A 371, *Chlorella vulgaris* Beijer.) To ammonium in physiological conditions characterize the general principles – carries glutamate binding or elimination of ammonia from the cells depending on the environmental conditions of the existence of algae and their nitrogen requirements and glutamine synthetase is dual enzyme activation process glutamate dehydrogenase patway of assimilation of ammonia. However, the adaptive adjustment of the nitrogen metabolism involving glutamate and glutamine synthetase activity appear to change depending on the type of algae , since this process is aimed at implementing adaptation strategies of cyanobacteria, diatoms and green algae to the conditions of existence.

Keywords: freshwater algae, ammonia, glutamate dehydrogenase, glutamine synthetase

Рекомендує до друку

Надійшла 04.06.2014

В.З. Курант