

УДК 574.24.581.132

В.А. СИЛКИН^{1,2}, В.Д. ДЗИЗЮРОВ³, В.К. ЧАСОВНИКОВ¹, Н.И. ЕСИН¹

¹Южное отделение Ин-та океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
ул. Просторная, 1, Геленджик-7, 353467 Краснодарский край, Россия

²Ин-т космических исследований РАН,
ул. Профсоюзная, 84/32, 17997 Москва, Россия

³Тихоокеанский НИ рыбохозяйственный центр,
пер. Шевченко, 4, 690091 Владивосток, Россия

e-mail: vsilkin@mail.ru

e-mail: dzizurov@tinro.ru

ПОГЛОЩЕНИЕ НИТРАТОВ И ВЫДЕЛЕНИЕ НИТРИТОВ МОРСКИМИ ВОДОРОСЛЯМИ. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

С помощью математической модели описана кинетика поглощения нитратов морскими водорослями, ассимиляции их внутри клетки и кинетика выделения нитритов при различных начальных концентрациях нитратов. В основу модели положена гипотеза о неизменности природы ферментов, участвующих в трансформации различных форм азота. Изменяется только содержание этих ферментов, индукция синтеза которых зависит от начальной концентрации нитратов. Установлено, что максимальная скорость поглощения нитратов зависит от начальной концентрации нитратов и представляется гиперболической функцией с насыщением. На примере морской водоросли *Gelidium latifolium* (Grev.) Bornet et Thur. (*Rhodophyta*) показано, что максимальная скорость поглощения может увеличиваться в 5 раз по сравнению с начальной.

К л ю ч е в ы е с л о в а : водоросли, кинетика, поглощение, азот, нитраты, модель .

Введение

Стационарная кинетика поглощения элементов питания и роста морских водорослей успешно применяется при культивировании водорослей (Силкин, Хайлов, 1988; Силкин и др., 1992). Основой регуляции процессов поглощения является зависимость скорости поглощения от концентрации элемента питания в среде, которая выражается уравнением Михаэлиса-Ментен:

$$v = \frac{v_{\max} C}{K + C}$$

где C – концентрация элемента в среде, мкМ; v_{\max} – удельная и максимальная удельная скорости поглощения, мкМ (г·ч)⁻¹; K – константа полунасыщения, равная концентрации элемента при $v = v_{\max}/2$, мкМ.

Соответствие этого уравнения экспериментальным данным подтверждено большим количеством исследований (Силкин, Хайлов, 1988; Силкин и др., 1992; Haines, Wheeler, 1978; Hanisak, Harlin, 1978; Topinka, 1978).

© В.А. Силкин, В.Д. Дзизюров, В.К. Часовников, Н.И. Есин, 2012

Считалось, что параметры уравнения не изменяются во времени, а зависят от физических факторов, таких как интенсивность света и температура. Позже установлено, что зависимость удельной скорости поглощения элемента питания от его концентрации в среде может иметь мультифазный характер: при низких концентрациях работает одна система поглощения, при высоких – другая (Conolly, Drew, 1985; Lavery, McComb, 1991; Cordillo et al., 2002; Martinez, Rico, 2004).

Существуют два способа определения коэффициентов уравнения Михаэлиса-Ментен. При первом способе измеряется скорость поглощения элемента питания при различных начальных его концентрациях в среде. При втором – задается достаточно большая начальная концентрация элемента в среде; по мере исчерпания элемента в среде проводят измерения концентрации элемента питания и рассчитывают соответствующую ей скорость поглощения, и на основе последовательности значений C_i и v_i строится зависимость $v(C)$. Оказалось, что второй способ оценки параметров зависимости некорректен по причине изменения самих параметров. Это было показано при исследовании нестационарной кинетики поглощения нитратов красной морской водорослью *Gelidium latifolium* (Силкин, Чубчикова, 2007). После двух часов инкубации водоросли при относительно высоких концентрациях азота в морской воде (по сравнению с природными) параметры уравнения Михаэлиса-Ментен такие: максимальная скорость поглощения увеличивается, изменения константы полунасыщения не так очевидны. Таким образом, метод оценки параметров модели может определять значение этих параметров. Сделано предположение, что происходит индукция синтеза фермента нитратредуктазы, ответственного за поглощение нитратов. Повышение концентрации одного и того же фермента приводит к увеличению максимальной скорости поглощения, при этом константа полунасыщения не изменяется. При альтернативной гипотезе происходит синтез нитратредуктазы уже с другими свойствами и, как следствие, другими параметрами уравнения. Экспериментально трудно дискриминировать ту или иную гипотезу.

В этих экспериментах отмечено также выделение нитритов в окружающую среду, сопряженное с процессом поглощения нитратов. Процесс выделения нитритов во времени имеет одновыпуклый характер, причем значение максимума концентрации нитритов в среде зависит от начальной концентрации нитратов в среде.

В данной работе, которая является продолжением нашей предыдущей статьи (Силкин, Чубчикова, 2007), сделана попытка с помощью математической модели описать процессы поглощения нитратов и выделения нитритов. В основу положена гипотеза, заключающаяся в том, что при увеличении концентрации нитратов происходит индукция синтеза фермента нитратредуктазы, что приводит к повышению максимальной скорости поглощения, а константа полунасыщения не изменяется. Целью модельных исследований является количественная оценка изменений максимальной скорости поглощения нитратов во времени и оп-

ределение зависимости этих изменений от начальной концентрации нитратов в морской воде.

Материалы и методы

Объектом исследования была *Gelidium latifolium*. Исходным материалом для проведения экспериментов служили водоросли, собранные в ноябре в Севастопольской бухте (Черное море) на глубине 0–0,5 м. После очистки водорослей от эпифитов их навески (по 25 г сырой биомассы) помещали в стеклянные сосуды (объем 4 л) с морской водой, взятой в 10 милях от берега. Это обеспечивало чистоту воды и низкую, близкую к нулю, концентрацию азота и фосфора. Водоросли содержали при освещенности около 30 Вт/м² ФАР, перемешивание осуществляли продувкой воздуха, смену воды производили один раз в сутки.

Образцы водорослей (по 4 г сырой биомассы, что соответствовало 1,13 г сухой биомассы) помещали в систему культивирования с регуляцией световых (30 Вт/м² ФАР) и температурных (20±1 °С) условий. Объем среды в фотобиореакторе – 1 л. Перемешивание осуществлялось сжатым воздухом. Пробы отбирали через каждый час. Методы измерения концентрации нитратов и нитритов более подробно описаны нами ранее (Силкин, Чубчикова, 2007).

Результаты и обсуждение

Значения концентрации нитратов и нитритов в среде приведены на рис. 1–5. Во всех экспериментах отмечалось снижение концентрации нитратов, при этом динамика концентраций была близка к экспоненциальной кривой. Концентрация нитритов во всех экспериментах возрастала в начальный период, затем после 3–4 ч экспозиции снижалась. Максимальное накопление нитритов находилось в прямо пропорциональной зависимости от начальной концентрации нитратов.

Структура модели. В основу модели положена общепринятая схема азотного метаболизма у фотоавтотрофных организмов (Syrett, 1981; Takabayashi et al., 2005). Нитраты с помощью фермента нитратредуктаза переносятся внутрь клеток и превращаются в нитриты. С помощью нитритредуктазы нитриты переходят в аммонийную форму, последняя соединяется с продуктами углеродного обмена с помощью ключевого фермента глутаминсинтетазы с образованием аминокислоты. Предполагается, что работа всех ферментов подчиняется уравнению Михаэлиса-Ментен, каждый процесс характеризуется двумя параметрами – максимальной скоростью и константой полунасыщения (см. таблицу). Активность нитратредуктазы определяли содержанием нитратов в среде C_{NO_3} , активность нитритредуктазы зависит от содержания нитратов в биомассе Q_{NO_3} , процесс трансформации нитритов в аммонийную форму регулируется содержанием нитритов в биомассе Q_{NO_2} . Нитритная форма азота может диффундировать из клетки, что отмечено у макрофитов (Сил-

кин, Чубчикова, 2007). Данный процесс определяется свойствами клеточной мембраны и выражается коэффициентом диффузии K_{LA} .

Согласно принятой гипотезе, все ферменты, участвующие в процессе поглощения и ассимиляции, могут изменять свое содержание в биомассе. Константа полунасыщения для каждого из них не изменяется во времени, остается постоянным и коэффициент диффузии нитритов (см. таблицу). Значение константы полунасыщения для процесса поглощения нитратов K_{NO_3} было определено ранее (Силкин, Чубчикова, 2007). Константы полунасыщения K_{NO_2} и K_{NH_4} задавались на основании экспертной оценки и считались постоянными. Значение остальных параметров ν_{NO_3} , ν_{NO_2} , ν_{NH_4} определяли с помощью настройки численных решений системы дифференциальных уравнений.

В целом система уравнений, описывающих процесс поглощения нитратов, трансформации их в нитриты, выделение последних в среду и превращения в аммонийную форму, имеет вид:

$$\begin{aligned}
 1) \quad \frac{dC_{NO_3}}{dt} &= -\frac{\nu_{NO_3} C_{NO_3} W}{K_{NO_3} + C_{NO_3}} \\
 2) \quad \frac{dQ_{NO_3}}{dt} &= \frac{\nu_{NO_3} C_{NO_3}}{K_{NO_3} + C_{NO_3}} - \frac{\nu_{NO_2} Q_{NO_3}}{K_{NO_2} + Q_{NO_3}} \\
 3) \quad \frac{dQ_{NO_2}}{dt} &= \frac{\nu_{NO_2} Q_{NO_3}}{K_{NO_2} + Q_{NO_3}} - \frac{\nu_{NH_4} Q_{NO_2}}{K_{NH_4} + Q_{NO_2}} - K_{LA}(WQ_{NO_2} - C_{NO_2}) \\
 4) \quad \frac{dQ_{NH_4}}{dt} &= \frac{\nu_{NH_4} Q_{NO_2}}{K_{NH_4} + Q_{NO_2}} \\
 5) \quad \frac{dC_{NO_2}}{dt} &= K_{LA}(WQ_{NO_2} - C_{NO_2})
 \end{aligned}$$

Настройка модели. Построение и настройка модели осуществлялась в среде MS Excel с помощью методов, описанных в литературе (Корозов, 2002). В модели присутствовали две явные переменные – концентрации нитратов C_{NO_3} и нитритов C_{NO_2} в среде (см. таблицу). Содержание в биомассе нитратной Q_{NO_3} , нитритной Q_{NO_2} и аммонийной форм азота Q_{NH_4} было неявным и определить его можно было с помощью представленной математической модели. Точное определение параметров – коэффициентов уравнения Михаэлиса-Ментен для процессов поглощения и ассимиляции азота, осуществлялось настройкой модели. Она заключалась в минимизации функции $F = (C_{эксп} - C_{теор})^2$ для экспериментальных и теоретических значений концентрации нитратов и нитритов в среде. Для каждого дня определялись такие значения параметров ν_{NO_3} , ν_{NO_2} , ν_{NH_4} , при которых расчетные значения концентрации нитратов и нитритов в среде совпадали с экспериментальными или были близки к ним (см. рис. 1–5).

Результаты моделирования. В результате настройки модели были получены расчетные значения явных и неявных переменных (рис. 1–6).

Расчетные значения явных переменных – концентрации нитратов совпадают с экспериментальными значениями, а нитритов близки к ним (см. рис. 1–5). К неявным переменным относятся содержание нитратов и нитритов в биомассе. Эти параметры были рассчитаны с помощью модели (рис. 6, 7).

Таблица

Основные параметры математической модели поглощения нитратов и выделения нитритов морскими водорослями

	Обозначение	Значение и размерность
Концентрация нитратов в среде	C_{NO_3}	мкМ
Концентрация нитритов в среде	C_{NO_2}	мкМ
Биомасса водоросли	W	г/л
Максимальная скорость поглощения нитратов	NO_3	мкМ/(г·ч)
Константа полунасыщения для процесса поглощения нитратов	K_{NO_3}	19 мкМ
Содержание нитратов в биомассе	Q_{NO_3}	мкМ/г
Максимальная скорость трансформации нитратов в нитриты	NO_2	мкМ/(г·ч)
Константа полунасыщения для процесса трансформации нитратов в нитриты	K_{NO_2}	0,05 мкМ/г
Содержание нитритов в биомассе	Q_{NO_2}	мкМ/г
Максимальная скорость трансформации нитритов в аммонийную форму	NH_4	мкМ/(г·ч)
Константа полунасыщения для процесса трансформации нитритов в аммонийную форму	K_{NH_4}	0,05 мкМ/г
Коэффициент диффузии нитратов в среду	K_{LA}	1,38 г·ч
Содержание аммонийной формы азота в биомассе	Q_{NH_4}	мкМ/г

Содержание нитратов и нитритов в биомассе. Динамика содержания нитратов в биомассе носит накопительный характер (рис. 6). Однако в зависимости от начальной концентрации нитратов в среде характер накопления существенно меняется. Так, при концентрации нитратов 6,84 мкМ нитратный пул с первого часа экспозиции наполняется до максимального значения 0,8 мкМ/г и остается постоянным в течение 4 ч, затем резко снижается практически до нуля. При начальной концентрации 17,4 мкМ содержание нитратов в биомассе в течение 3 ч остается постоянным (2 мкМ/г), затем возрастает до 10 мкМ/г и далее снижается. При остальных (34,26, 52,42, 69,84) начальных концентрациях нитратов более интенсивный характер накопления наблюдался после третьего часа экспозиции. Содержание нитритов также носило накопи-

тельный характер с максимумом, а к концу экспозиции снижалось практически до нуля (рис. 7). Максимальный уровень накопления нитритов в биомассе зависел от начальной концентрации нитратов (рис. 8), причем эта зависимость была аналогична зависимости максимальной концентрации нитритов в среде от концентрации нитратов в начале экспозиции (Силкин, Чубчикова, 2007).

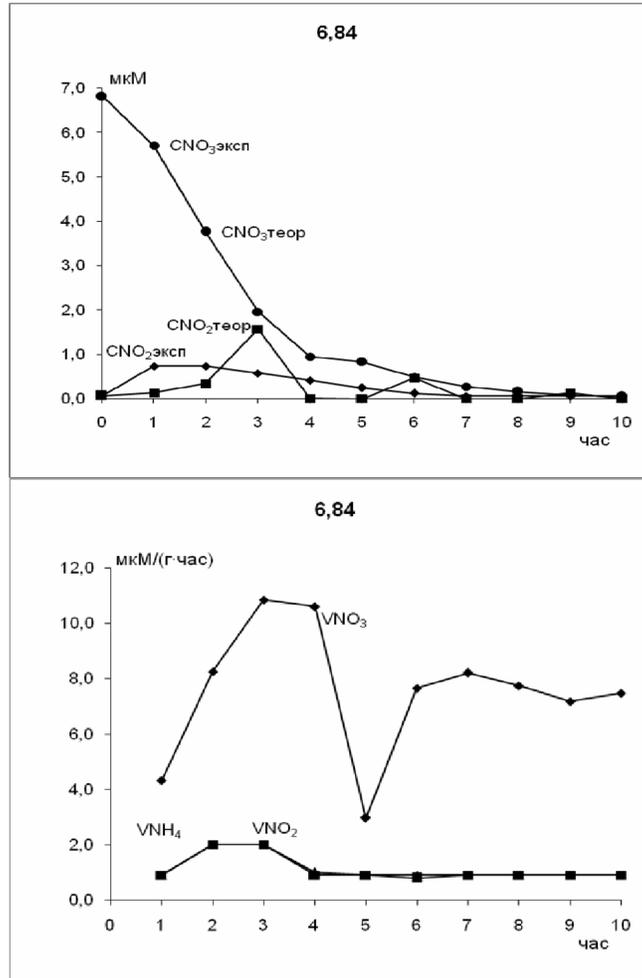


Рис. 1. Динамика экспериментальных и расчетных значений концентраций нитратов ($\text{NO}_{3\text{эксп}}$, $\text{NO}_{3\text{теор}}$) и нитритов ($\text{NO}_{2\text{эксп}}$, $\text{NO}_{2\text{теор}}$), а также расчетные значения максимальных скоростей поглощения нитратов V_{NO_3} , их превращения в нитриты V_{NO_2} и трансформации последних в аммонийную форму V_{NH_4} при начальной концентрации нитратов 6,84 μM . Здесь и на рис. 2–5 концентрация нитратов и нитритов, μM ; максимальная скорость – $\mu\text{M}/(\text{г}\cdot\text{ч})$

Максимальная скорость поглощения нитратов и трансформация нитратов в нитриты. После 2 ч экспозиции максимальная скорость поглощения нитратов возрастала (см. рис. 1–5) практически во всех экс-

периментах и к 3–5 ч достигала максимальных значений, которые зависели от начальной концентрации нитратов в среде.

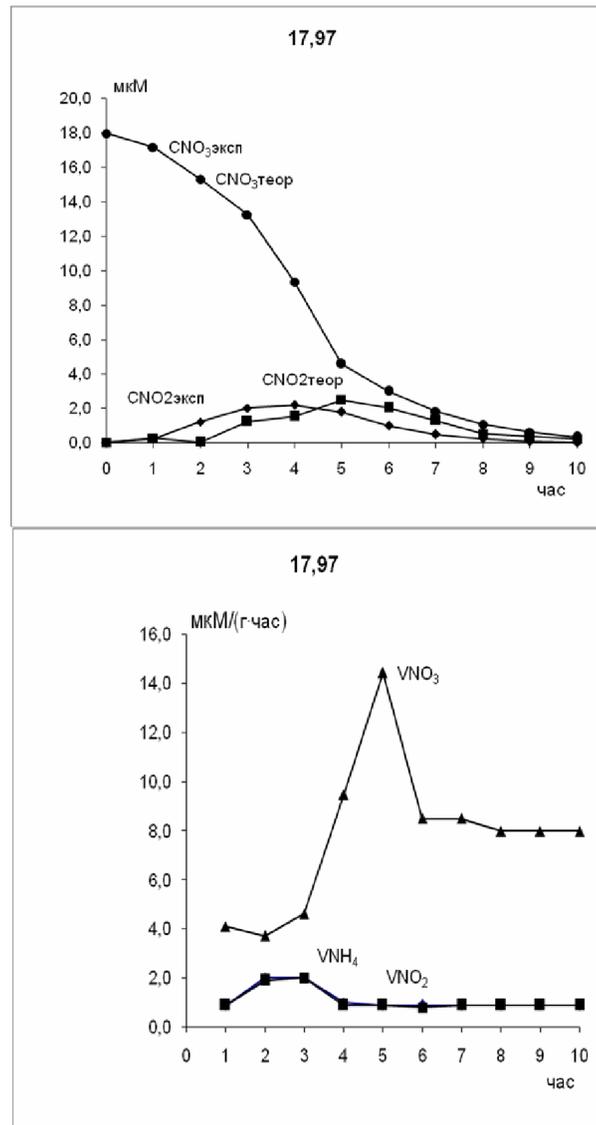


Рис. 2. Динамика экспериментальных и расчетных значений концентраций нитратов ($\text{NO}_{3\text{эксп}}$, $\text{NO}_{3\text{теор}}$) и нитритов ($\text{NO}_{2\text{эксп}}$, $\text{NO}_{2\text{теор}}$), а также расчетные значения максимальных скоростей поглощения нитратов V_{NO_3} , их превращения в нитриты V_{NO_2} и трансформации последних в аммонийную форму V_{NH_4} при начальной концентрации нитратов 17,97 μM

Эту зависимость можно выразить гиперболической кривой (рис. 9). Предельные значения максимальной скорости поглощения нитратов было близко к 20 $\mu\text{M}/(\text{г}\cdot\text{ч})$, полунасыщение происходило при начальной концентрации нитратов в среде, близкой к 10 μM .

После 6 ч экспозиции снижалась максимальная скорость поглощения с последующей стабилизацией на уровне 7–12 мкМ/(г·ч) в зависимости от первоначальной концентрации нитратов.

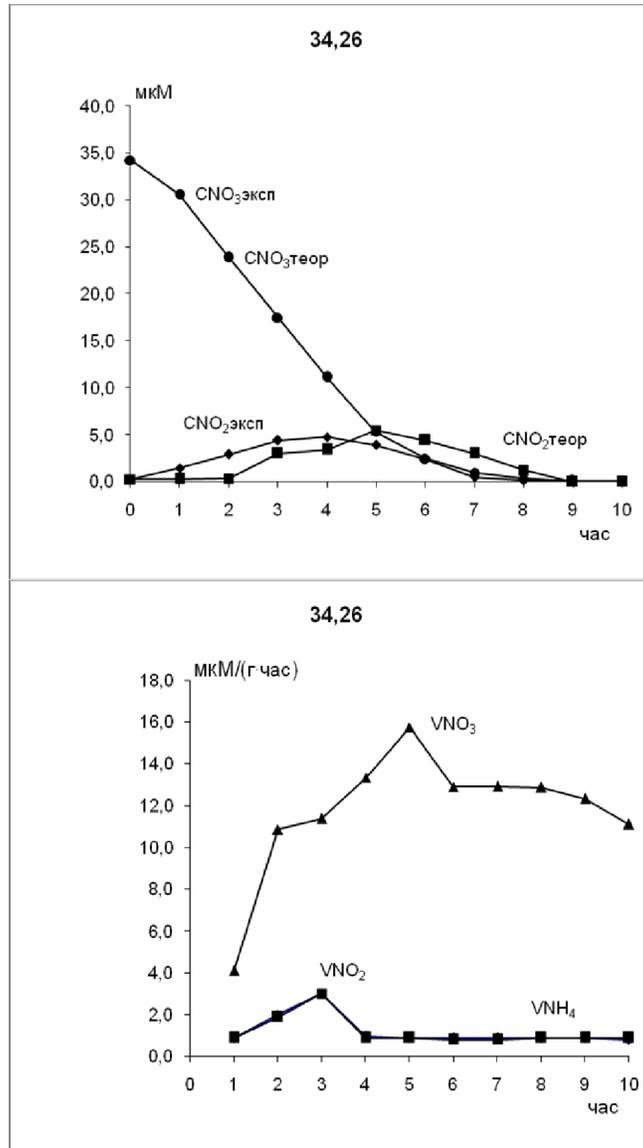


Рис. 3. Динамика экспериментальных и расчетных значений концентраций нитратов ($\text{NO}_{3\text{эксп}}$, $\text{NO}_{3\text{теор}}$) и нитритов ($\text{NO}_{2\text{эксп}}$, $\text{NO}_{2\text{теор}}$), а также расчетные значения максимальных скоростей поглощения нитратов V_{NO_3} , их превращения в нитриты V_{NO_2} и трансформации последних в аммонийную форму V_{NH_4} при начальной концентрации нитратов 34,26 мкМ

При начальных концентрациях нитратов в среде 6,84 и 17,97 мкМ максимальная скорость превращения нитратов в нитриты возрастала до

максимального уровня 2 мкМ/(г·ч) после 2 ч экспозиции, а после 3-х отмечался возврат до начального уровня. При начальных концентрациях нитратов в среде 34,26, 52,42 и 69,84 мкМ максимальный уровень скорости превращения нитратов в нитриты был выше – 3 мкМ/(г·ч) и после 3-4 ч снижался, а к 7-му часу возвращался на прежний уровень.

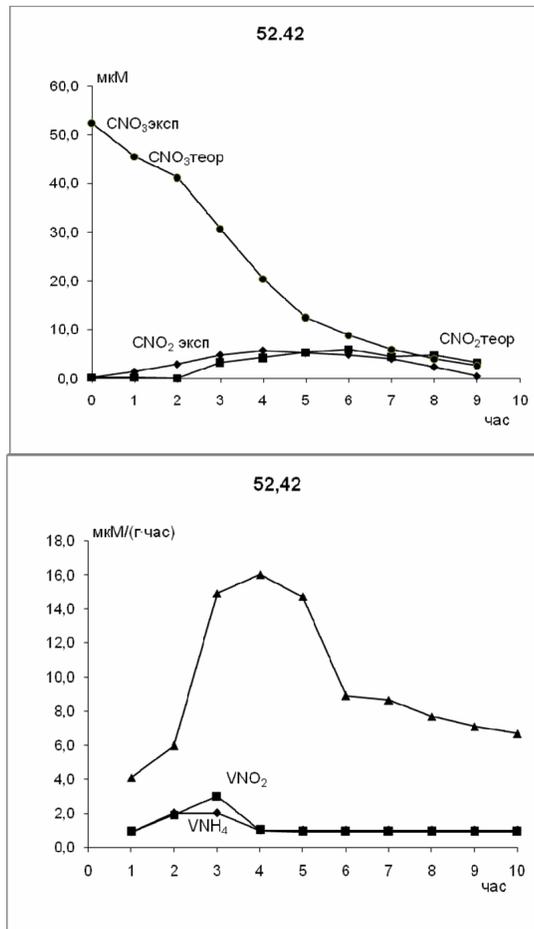


Рис. 4. Динамика экспериментальных и расчетных значений концентраций нитратов ($\text{NO}_{3\text{эксп}}$, $\text{NO}_{3\text{теор}}$) и нитритов ($\text{NO}_{2\text{эксп}}$, $\text{NO}_{2\text{теор}}$), а также расчетные значения максимальных скоростей поглощения нитратов V_{NO_3} , их превращения в нитриты V_{NO_2} и трансформации последних в аммонийную форму V_{NH_4} при начальной концентрации нитратов 52,42 мкМ

Структура модели. В модели заложено представление об однофазном механизме поглощения, который основан на ферментативном переносе нитратов из среды в клетку, что и описывается уравнением Михаэлиса-Ментен. Принятие одноферментного процесса поглощения нитратов означает, что изменение максимальной скорости поглощения нитратов зависит от числа ферментных единиц. На рис. 9 показана за-

висимость числа ферментных единиц от начальной концентрации нитратов в среде. Если водоросли переносятся из бедной азотом среды в морскую воду с высокой концентрацией нитратов, происходит экспрессия генов, ответственных за синтез нитратредуктазы и через 2 ч содержание этого фермента увеличивается. Уменьшение со временем концентрации нитратов в среде приводит к снижению синтеза нитратредуктазы. Концентрация нитратов, таким образом, выступает как фактор, регулирующий активность нитратредуктазы в клетке.

Нитриты. В данной модели процесс трансформации нитратов в нитриты и нитритов в аммонийную форму предполагается одноферментным.

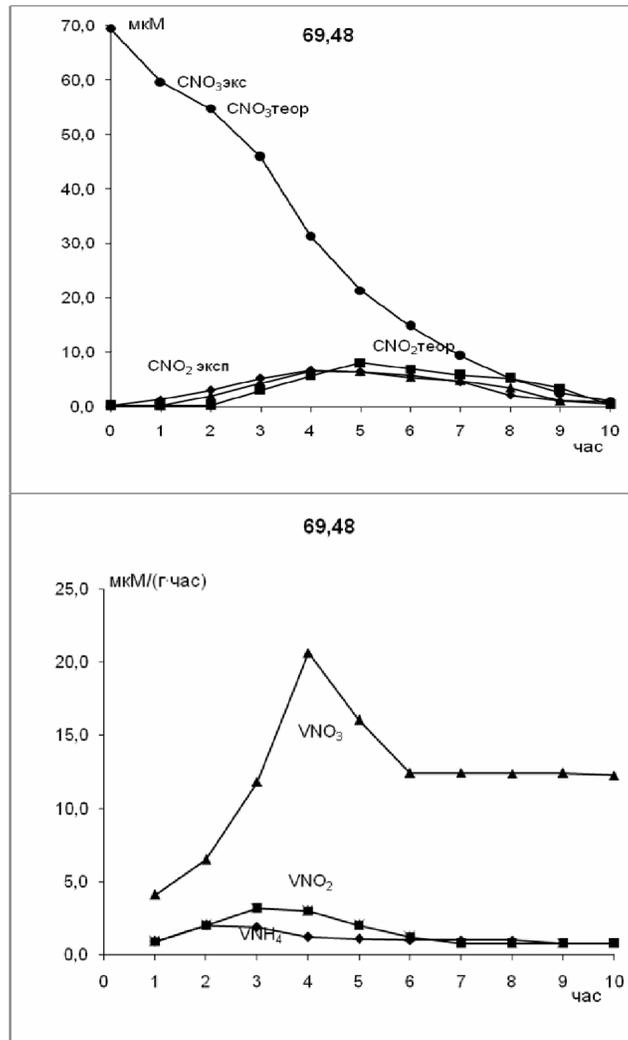


Рис. 5. Динамика экспериментальных и расчетных значений концентраций нитратов ($\text{NO}_{3\text{эксп}}$, $\text{NO}_{3\text{теор}}$) и нитритов ($\text{NO}_{2\text{эксп}}$, $\text{NO}_{2\text{теор}}$), а также расчетные значения максимальных скоростей поглощения нитратов V_{NO_3} , их превращения в нитриты V_{NO_2} и трансформации последних в аммонийную форму V_{NH_4} при начальной концентрации нитратов 69,48 мкМ

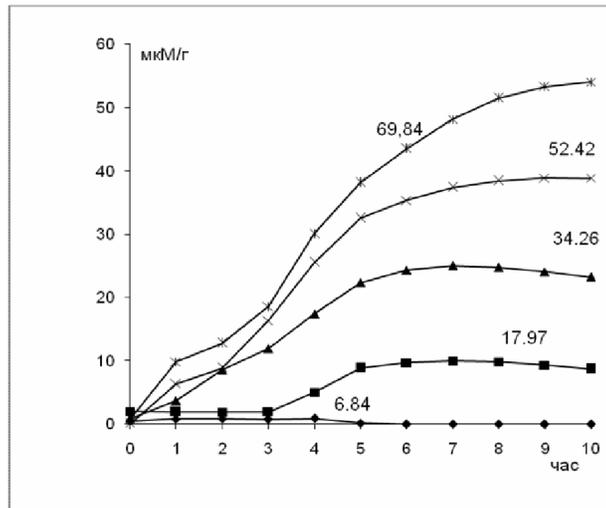


Рис. 6. Динамика содержания нитратов в биомассе при различных их начальных концентрациях в среде

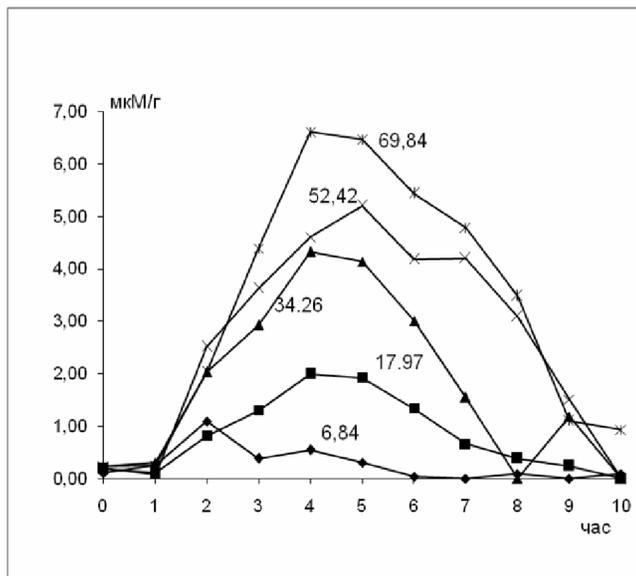


Рис. 7. Динамика содержания нитритов в биомассе при различных их начальных концентрациях нитратов в среде

Регуляция скорости данных процессов осуществляется содержанием нитратов в клетке. Возможно, это упрощенная схема азотного метаболизма фотоавтотрофных организмов. Однако нет никаких экспериментальных данных, отрицающих такой подход. Усложнение схемы приведет к появлению новых параметров, что сделает трудновыполнимым использование предложенного метода поиска основных параметров модели.

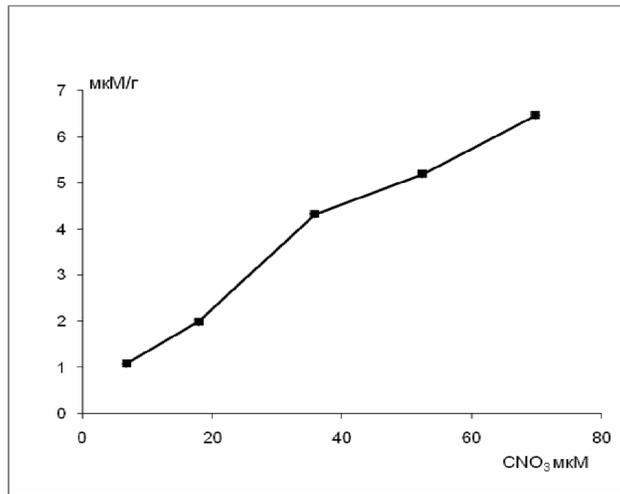


Рис. 8. Зависимость максимального содержания нитритов в биомассе от начальной концентрации нитратов в среде

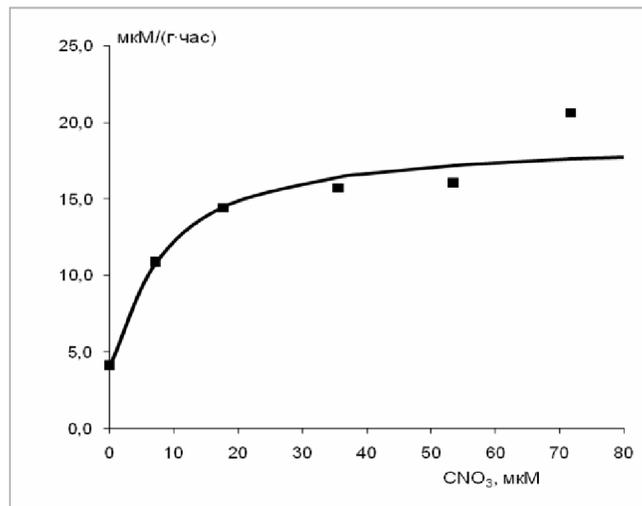


Рис. 9. Зависимость максимальной скорости поглощения нитратов от их начальной концентрации в среде

Накопление нитритов в среде происходит посредством их диффузии через клеточную мембрану. Функция F для экспериментальных и расчетных значений концентрации нитритов в среде была отлична от нуля практически для каждого часа экспозиции. Возможно, это связано с тем, что процессы выделения нитритов и их обратного поглощения носят ферментативный характер. Введение таких процессов в модель существенно усложнит ее и появятся новые параметры. Применение уравнения диффузии представлялось весьма удобным, поскольку вводился только один неявный параметр — коэффициент молекулярной диффузии K_{LA} .

Параметры V_{NO_3} , V_{NO_2} , V_{NH_4} . Уровень максимальной скорости поглощения определяется начальной концентрацией нитратов и кривая такой зависимости показывает тенденцию к насыщению (рис. 9). Предельные значения максимальной скорости поглощения были близки к 20 мкМ/(г·ч), константа полунасыщения – к 10 мкМ. Очевидно, что эти параметры определяются начальными условиями, в которых содержались клетки. Полученное в эксперименте предельное значение максимальной скорости поглощения 20,6 мкМ/(г·ч) наблюдалось при концентрации нитратов 69,84 мкМ. Не исключено, что при этой концентрации имеет место другой механизм поглощения (диффузионный или другая ферментативная система) (Силкин, Чубчикова, 2007). Для диатомовых и флагеллят было установлено, что переключение поглощения нитратов с одного механизма на другой находится в области 40–60 мкМ (Lomas, Gilbert, 2000). Поэтому можно предположить, что предельное значение максимальной скорости ферментативного поглощения составляет около 17 мкМ/(г·ч).

Максимальная скорость поглощения нитратов возрастает после 2 ч экспозиции и достигает максимальных значений к 3–5 ч, затем снижается и стабилизируется на уровне выше начального. При содержании талломов водоросли до начала экспозиции в среде с концентрацией нитратов, близкой к 0, азот становится лимитирующим фактором и клеточный метаболизм сдвигается в сторону накопления углеводов. Перенос биомассы в среду с повышенной концентрацией нитратов приводит к экспрессии генов, отвечающих за синтез нитратредуктазы. Через 2 ч после начала экспозиции вырабатываются новые ферментные единицы, количество которых зависит от начальной концентрации нитратов. Далее активность нитратредуктазы снижается до 7–12 мкМ/(г·ч) в зависимости от начальной концентрации нитратов и клетка переходит на новый (по сравнению с начальными условиями) синтез белка. Механизмов снижения может быть несколько, но наиболее вероятным представляется уменьшение количества ферментных комплексов на единицу поверхности клетки (Alwyn, Rees, 2007).

Скорость превращения нитратов в нитриты и нитритов в аммонийную форму увеличивается после 2 ч экспозиции при повышенных концентрациях нитратов, затем несколько снижается. Поскольку аммонийная форма связывается с ключевым ферментом азотного и углеродного метаболизма – глутаминсинтетазой, на уровне этого фермента происходит тонкая регуляция процессов поглощения и ассимиляции нитратов. Показано, что интенсивность синтеза глутаминсинтетазы пропорциональна содержанию аммонийной формы, образованной от переработки внеклеточных нитратов (Takabayashi et al., 2005). Снижение синтеза всего комплекса ферментов азотного метаболизма от нитратредуктазы до глутаминсинтетазы после 5 ч экспозиции можно объяснить уменьшением концентрации нитратов в среде (см. рис. 1–5).

Таким образом, перенос биомассы водорослей из морской воды в среду с обогащением нитратами приводит к увеличению максимальной

скорости их поглощения после 2 ч экспозиции. Увеличение в 2,5–5 раз определяется начальной концентрацией нитратов в соответствии с гиперболической кривой, при этом предельные значения максимальной скорости поглощения не превышают 20 мкМ/(г·ч). После 3–5 ч экспозиции максимальная скорость несколько снижается и устанавливается на уровне, который также определяется начальной концентрацией нитратов. Повышение начальной концентрации нитратов приводит к кратковременному увеличению максимальной скорости трансформации нитратов в нитриты и нитритов в аммонийную форму.

- Коросов А.В. Имитационное моделирование в среде MS Excel. – Петрозаводск: Гос. ун-т, 2002. – 209 с.
- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988. – 230 с.
- Силкин В.А., Чубчикова И.Н. Кинетика поглощения фосфора и азота морской многоклеточной водорослью *Gelidium latifolium* (Grev.) Bornet et Thur. // Изв. РАН. – 2007. – 2. – С. 1–8.
- Силкин В.А., Золотухина Е.Ю., Бурдин К.С. Биотехнология морских макрофитов. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 151 с.
- Alwyn T., Rees V. Metabolic and ecological constraints imposed by similar rates of ammonium and nitrate uptake per unit surface area at low substrate concentrations in marine phytoplankton and macroalgae // J. Phycol. – 2007. – 43, N 2. – P. 197–207.
- Conolly N.J., Drew E.A. Physiology of *Laminaria*. IV. Nutrient supply and daylength, major factors affecting growth of *L. digitata* and *L. saccharina* // Mar. Ecol. – 1985. – 6. – P. 299–320.
- Cordillo F.J.L., Dring M.J., Savidge G. Nitrate and phosphate uptake characteristics of three species of brown algae cultured at low salinity // MEPS. – 2002. – 234. – P. 111–118.
- Haines K.C., Wheeler P.A. Ammonium and nitrate uptake marine macrophytes *Hypnea musciformis* (Rhodophyta) and *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) // J. Phycol. – 1978. – 14. – P. 319–324.
- Hanisak M.D., Harlin M.M. Uptake of inorganic nitrogen by *Codium fragile* subsp. *tormentosoides* (Chlorophyta) // Ibid. – P. 450–454.
- Lavery P.S., McComb A.J. The nutritional eco-physiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in Peel Inlet, Western Australia // Bot. Mar. – 1991. – 34. – P. 251–260.
- Lomas M.W., Glibert P.M. Comparisons of nitrate uptake, storage, and reduction in marine diatoms and flagellates // J. Phycol. – 2000. – 36, N 5. – P. 903–913.
- Martinez B., Rico J.M. Inorganic nitrogen and phosphorus uptake kinetics in *Palmaria palmate* (Rhodophyta) // Ibid. – 2004. – 40. – P. 642–650.
- Syrett P.J. Nitrogen metabolism of microalgae // Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1981. – 210. – P. 182–210.
- Takabayashi M., Wilkerson F.P., Robertson D. Response of glutamine synthetase gene transcription and enzyme activity to external nitrogen sources in the diatom *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 2005. – 41, N 1. – P. 84–94.
- Topinka J.A. Nitrogen uptake by *Fucus spiralis* (Phaeophyceae) // J. Phycol. – 1978. – 14. – P. 241–247.

Получена 20.11.10

Рекомендовала к печати Е.И. Шнюкова

Silkin V.A.^{1,2}, Dzizurov V.D.³, Chasovnikov V.K.¹, Esin N.I.¹

¹Southern Branch of the P.P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS,
353467 Gelendzhik, Krasnodar Region, Russia

²Institute of Space Research, RAS,
84/32, Profsoyuznaya St., 17997 Moscow, Russia

³Pacific Research Fish Industry Centre,
4, Shevchenko Alley, 690091 Vladivostok, Russia

e-mail: vsilkin@mail.ru

e-mail: dzizurov@tinro.ru

MODELLING NITRATE UPTAKE AND NITRITE RELEASE BY SEAWEED

The kinetics of nitrate uptake, their assimilation in cell and the kinetics of nitrite release under different initial concentrations of nitrates is described with the help of mathematical model. Hypothesis of immutability of ferments taking part in transformation of different forms of nitrogen is assumed as a basis of the model. The content of these ferments can be changed only; the induction of their synthesis depends on the initial concentration of nitrates. It is shown that the maximum velocity of nitrate uptake depends on the initial concentration of nitrates and may be presented by hyperbolic function with saturation. On the example of seaweed *Gelidium latifolium* (Grev.) Bornet et Thur. (*Rhodophyta*) we showed that the maximum velocity of nitrate absorption can be 5 times more than the initial one.

Key words: algae, kinetic, uptake, nitrogen, nitrate, model.