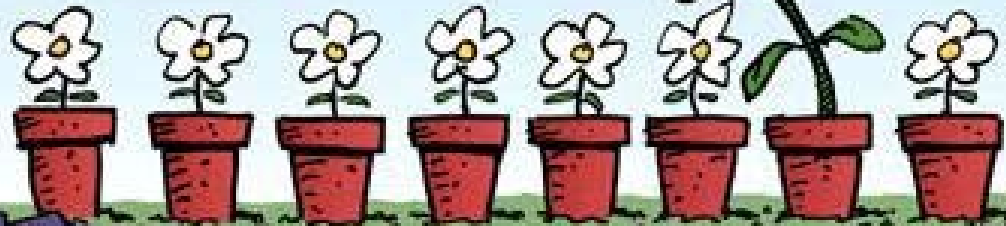


Минеральное питание

ALL RIGHT --- WHO GOT
INTO THE PLANT
FOOD?



E-mail: Bob@PlantFood.com
©2002 Thrives / Dist. by NEA, Inc.
www.comps.com

11-20
THAMES

Минеральное питание

Среди всех необходимых элементов минерального питания

азот и **сера** достаются растениям в окисленном виде:



и для включения в состав органических молекул

нуждаются в восстановлении до:



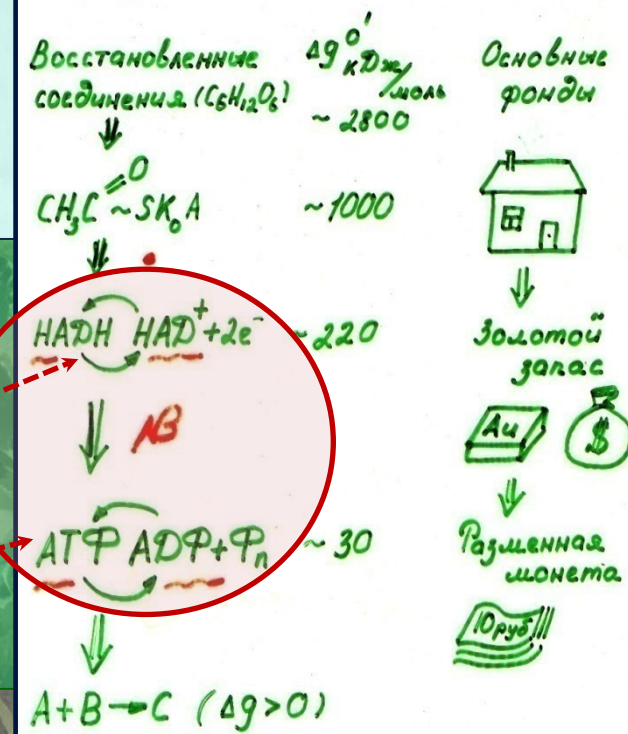
NB! Для восстановления необходимы

источник электронов

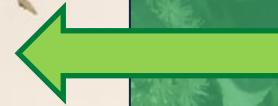
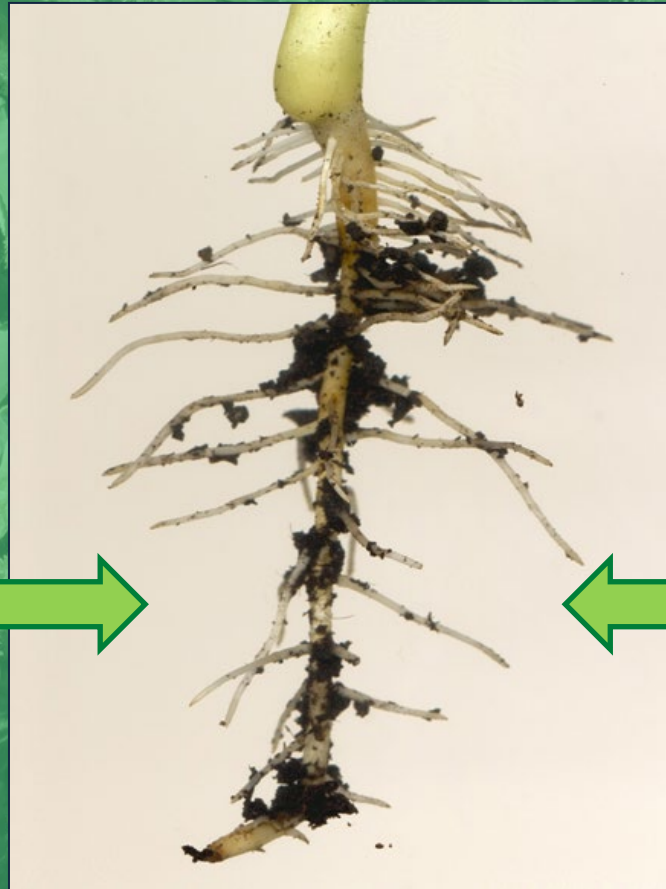
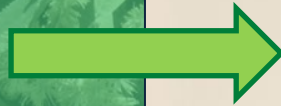
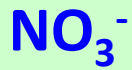
(ферредоксин и НАД(Ф)Н)

и источник энергии

(АТФ)

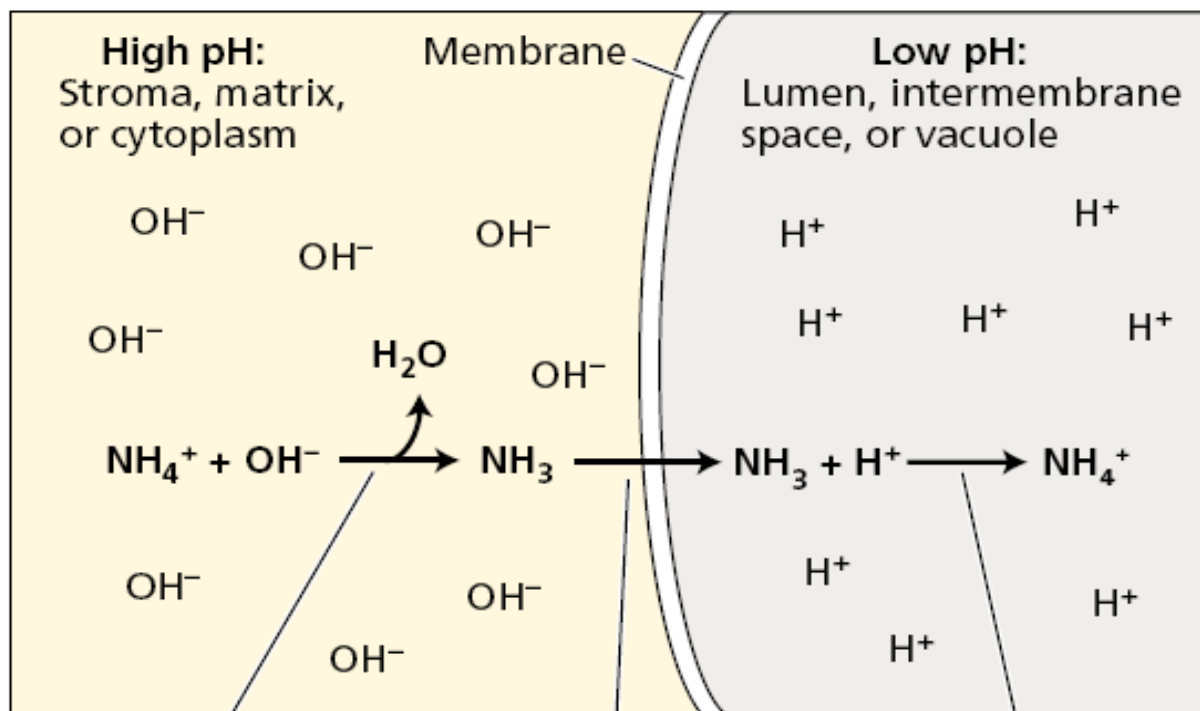


Азотный обмен: минеральные формы азота, доступные растениям



Нитрат нуждается в восстановлении и требует расхода восстановителя, казалось бы, аммоний более выгоден, т.к. его можно сразу включать в метаболизм...

Азотный обмен растений: аммиак и аммоний изменяют pH



At high pH, NH_4^+ reacts with OH^- to produce NH_3 .

NH_3 is membrane permeable and diffuses across the membrane along its concentration gradient.

NH_3 reacts with H^+ to form NH_4^+ .

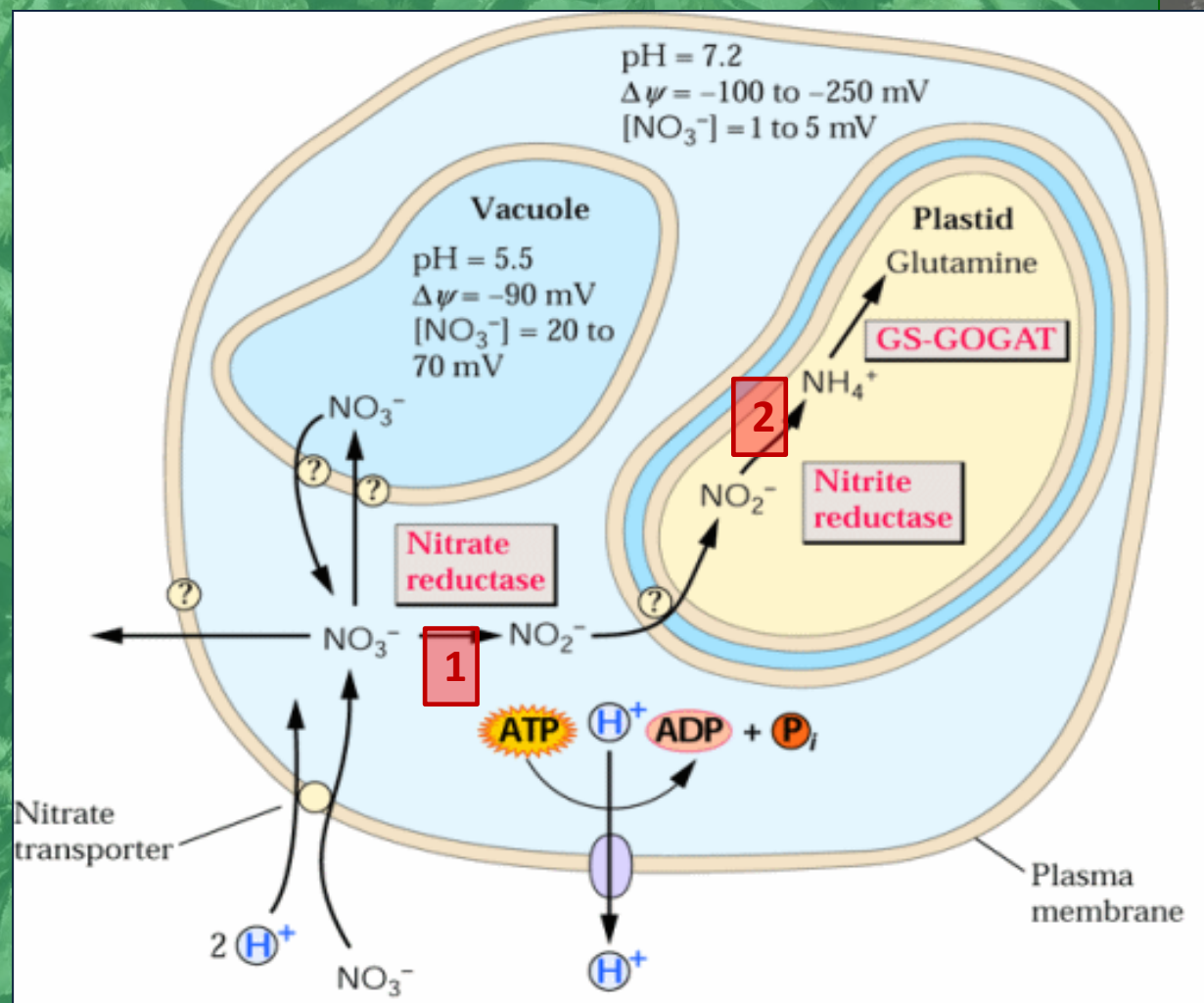
Восстановление нитратов происходит в два этапа:

I этап [1]:

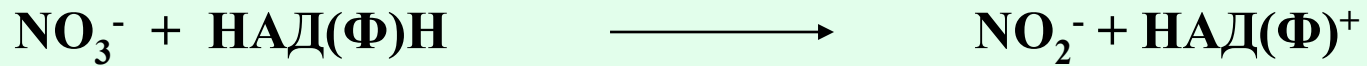
Восстановление нитрата до нитрита в цитозоли фермент – нитратредуктаза

II этап [2]:

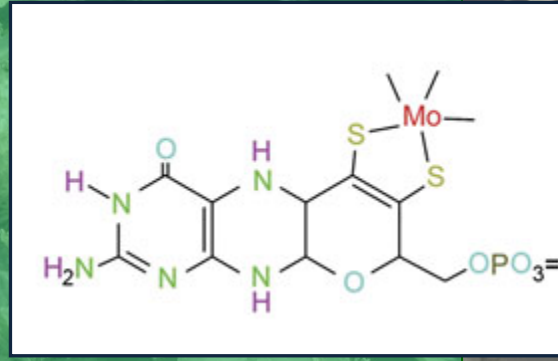
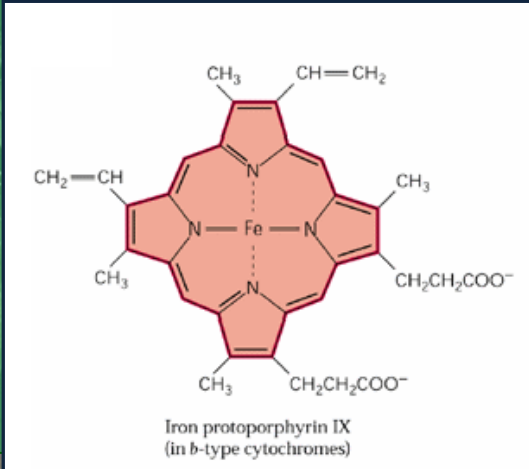
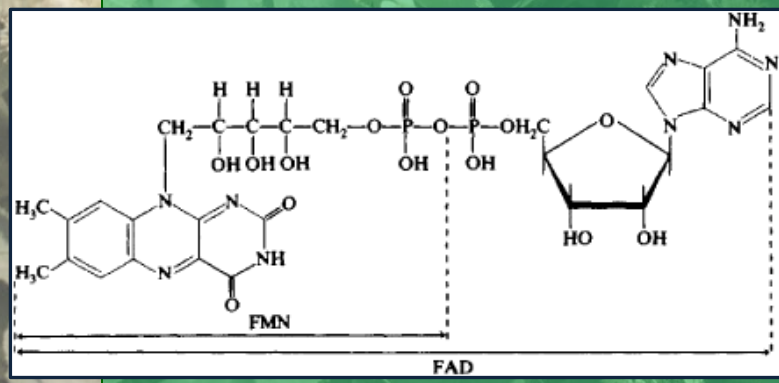
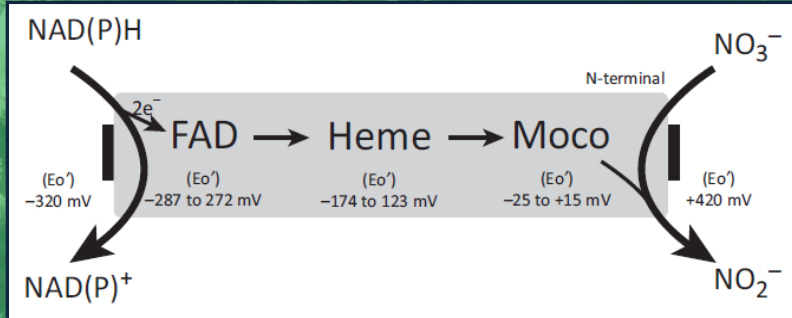
Восстановление нитрита до аммония в пластидах Фермент – нитритредуктаза



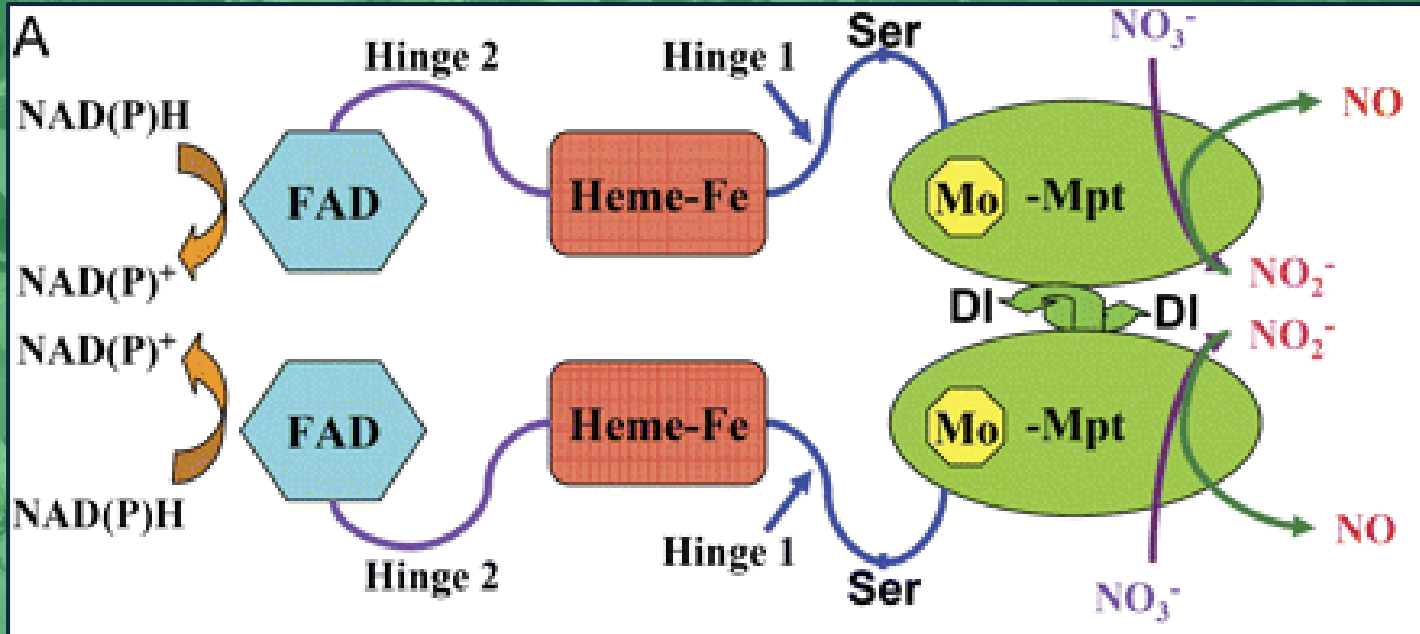
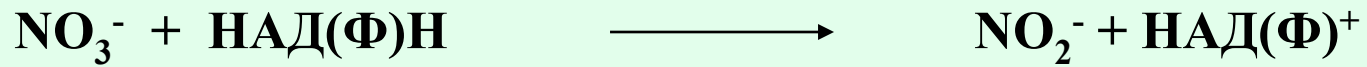
Нитратредуктаза – мини-электронтранспортная цепь



NB! Нитратредуктаза растений может использовать в качестве источника электронов как НАДН, так и НАДФН



Нитратредуктаза: димер



Нитратредуктаза: регуляция

- Регуляция активности:

- На уровне транскрипции* –

- нитратом,

- светом (фитохром),

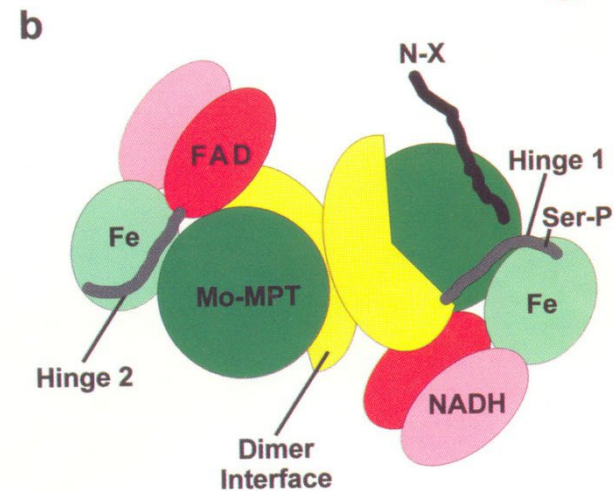
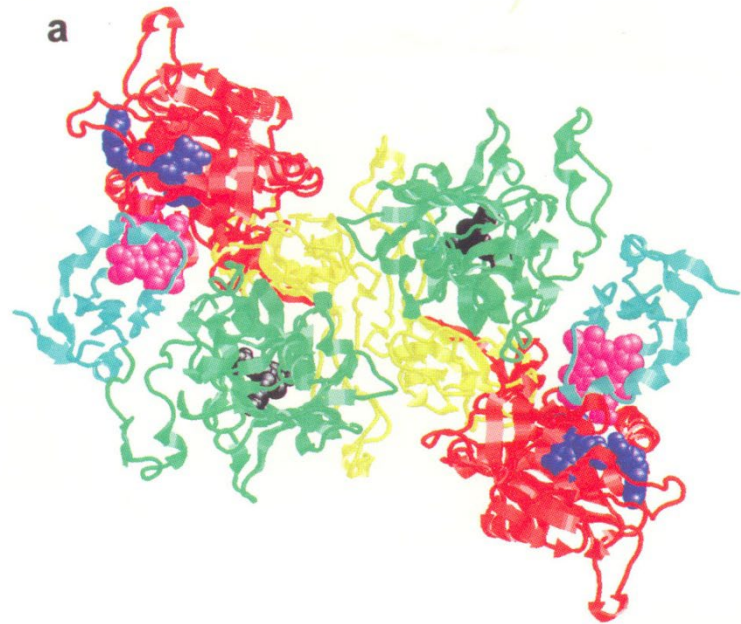
- углеводами (активация при повышении концентрации сахарозы в темноте),

- глутамином (ингибирование при повышении концентрации)

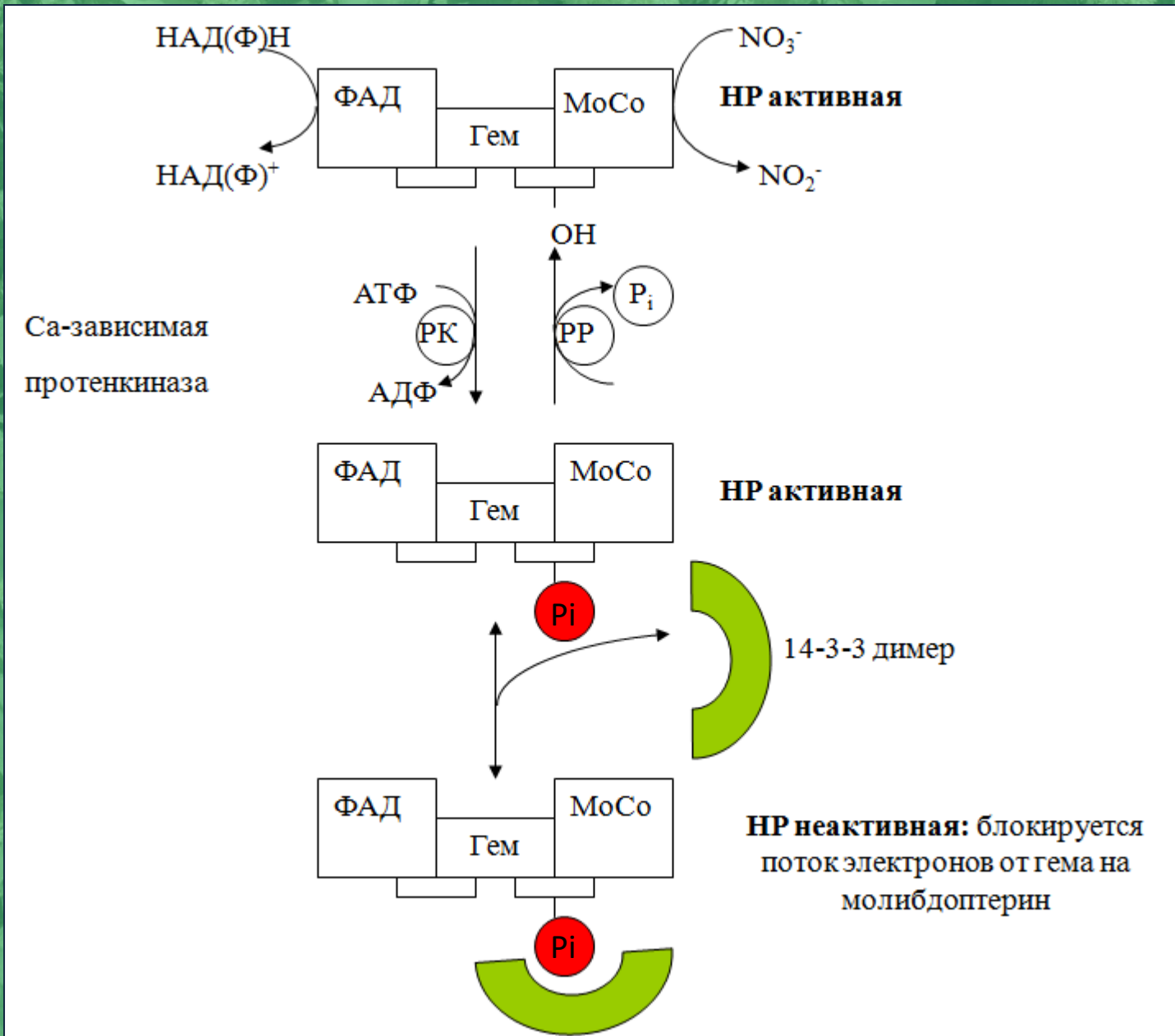
- На посттрансляционном уровне:*

- фосфорилирование + 14-3-3= инактивация,

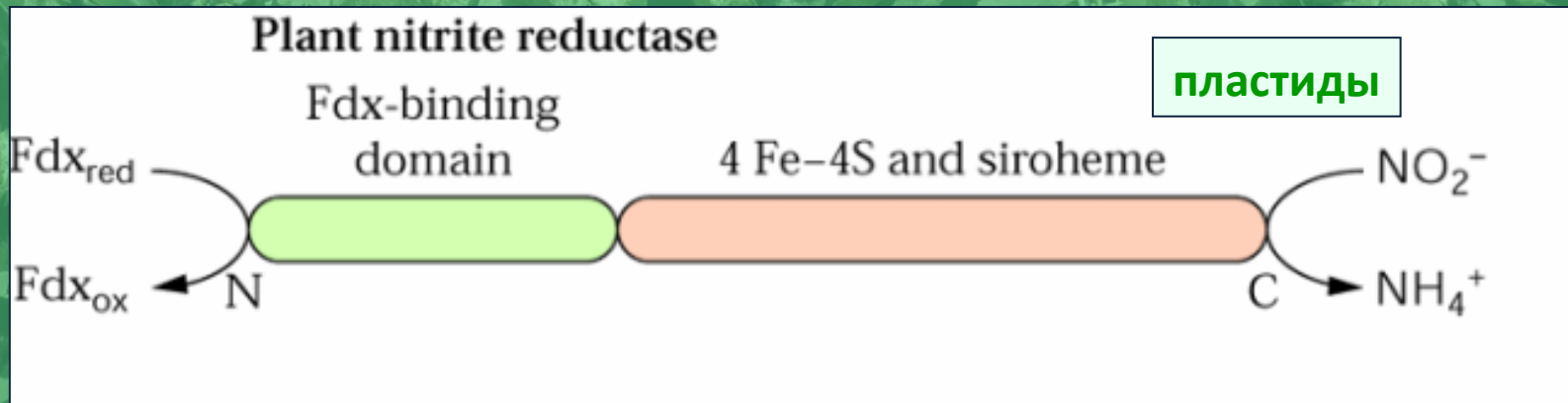
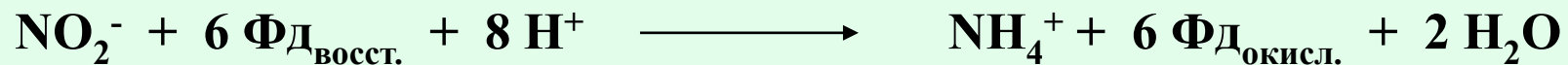
- свет напрямую через молибдоптерин (?)



Нитратредуктаза: регуляция фосфорилированием и 14-3-3 белком

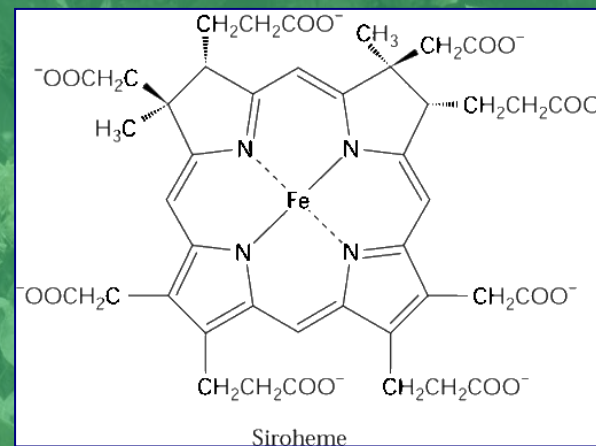
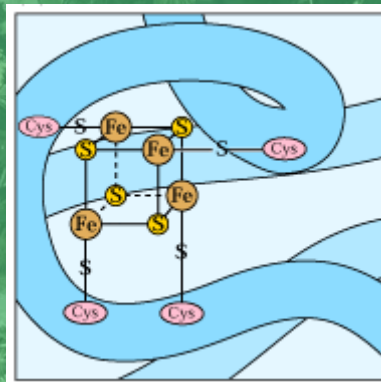


Нитритредуктаза - мономер



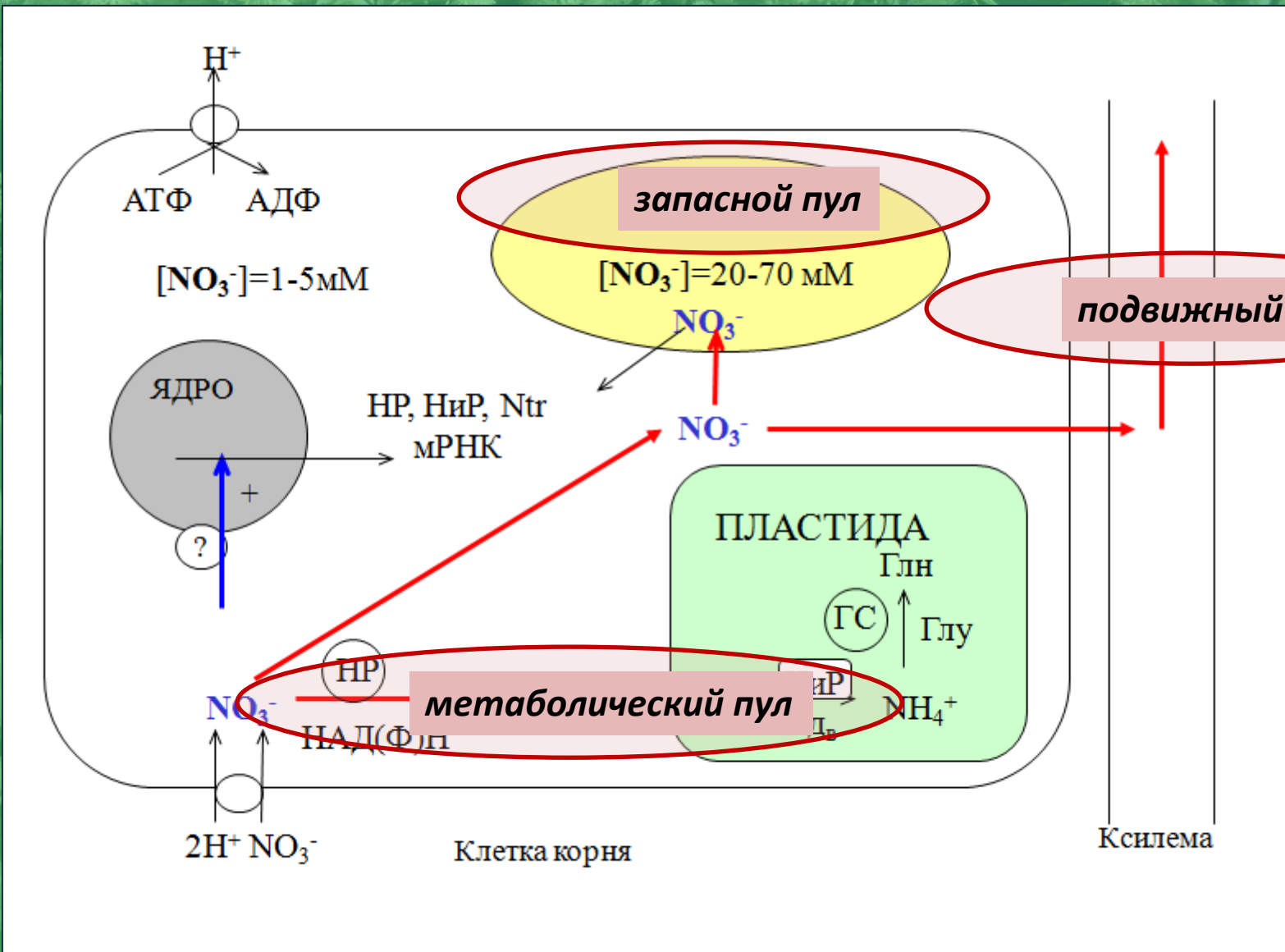
Активность на порядок выше, чем у нитратредуктазы.

Активируется нитратом (но не нитритом!), светом,



В нефотосинтезирующих клетках – Ферредоксин восстанавливается за счет **НАДФН** из **ПФ-шунта** ферментом *Ферредоксин-НАДФ⁺-редуктазой*

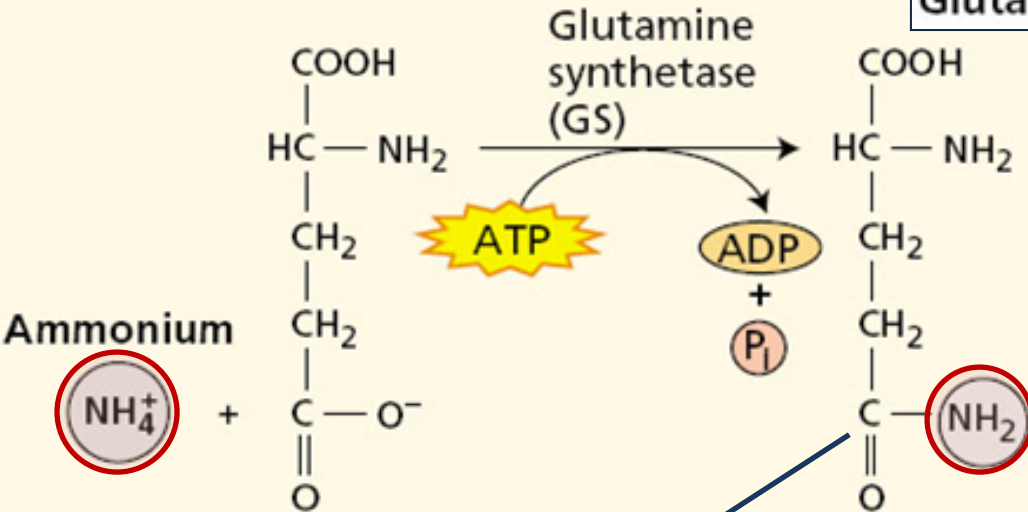
Схема метаболизма нитрата на уровне клетки



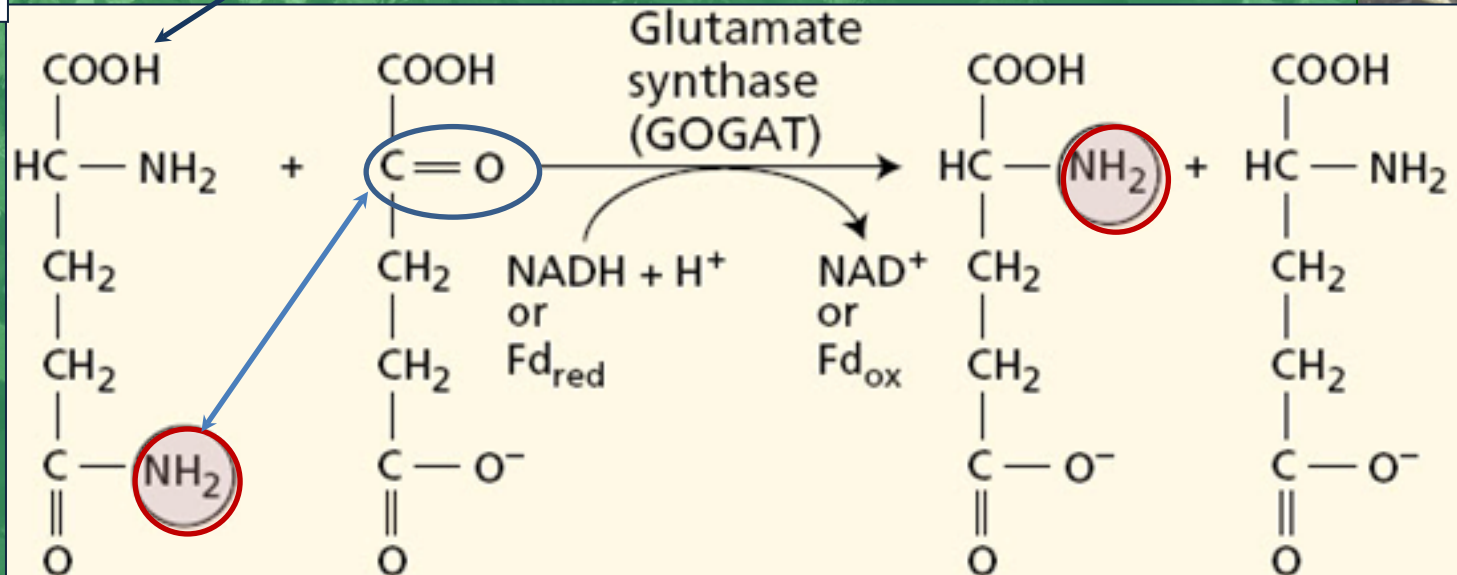
Включение азота в органические соединения:

I. Система ГС-ГОГАТ

Glutamine



Glutamate



Glutamine

α -ketoglutarate

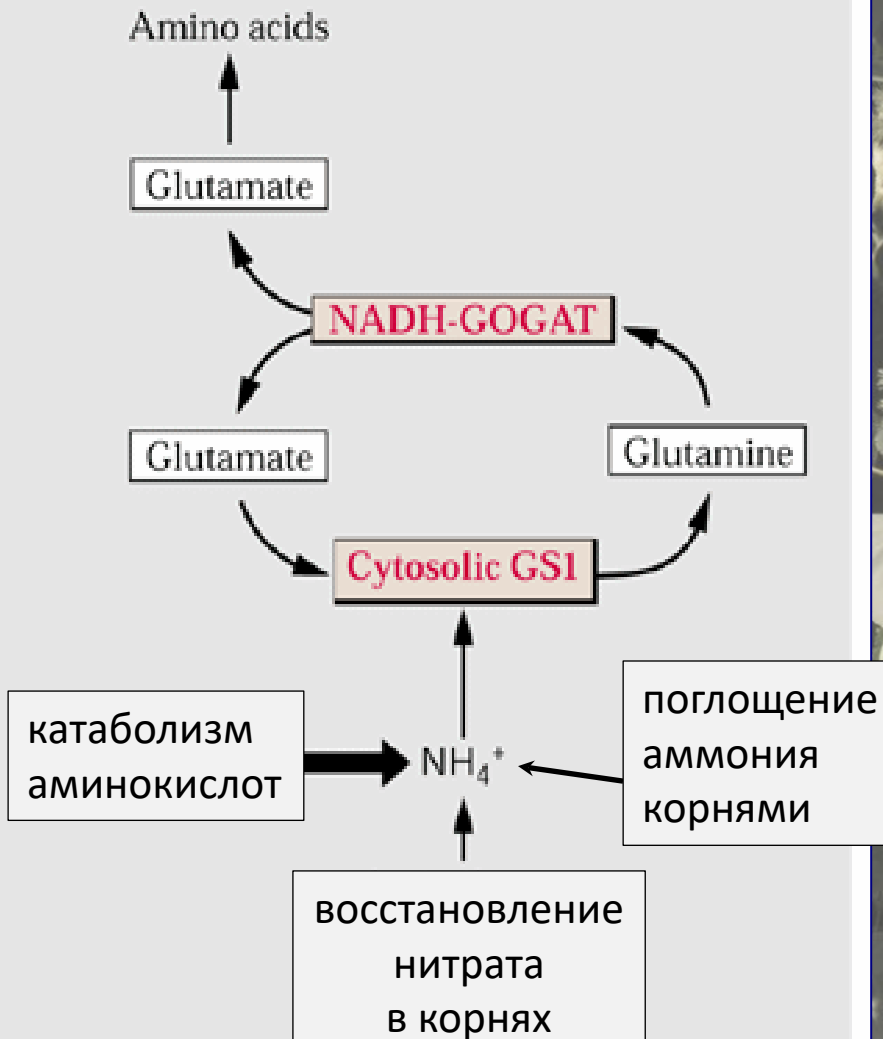
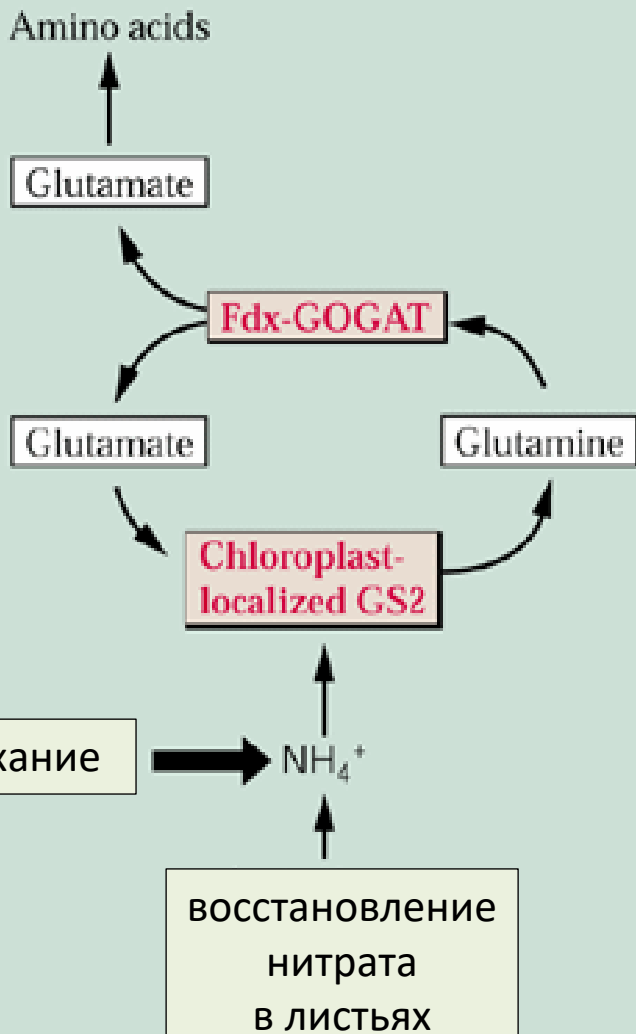
Glutamate

Glutamate

Различные изоформы работают в разных органах растения

листья

корни, семядоли



Включение азота в органические соединения:

II. Глутамат-дегидрогеназа (ГДГ)

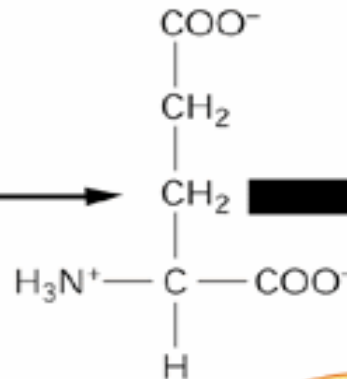
Для синтеза глутамата:

$K_m \text{NH}_4 = 10 - 80 \text{ mM}$.

Такой концентрации аммония в клетках обычно не бывает...

Glutamate biosynthesis

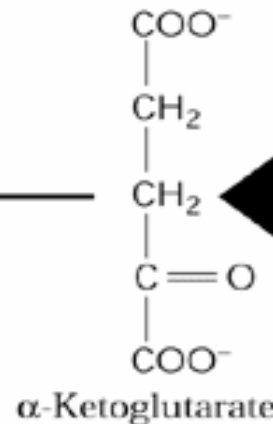
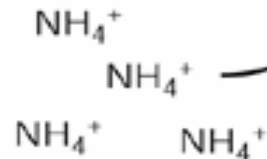
Glutamate dehydrogenase (GDH)



или для катаболизма?

Glutamate dehydrogenase (GDH)

Glutamate catabolism



Глутамат-дегидрогеназа (ГДГ)

- в большинстве случаев деаминирует глутамат, высвобождая 2-оксоглуторат
- при активном фотодыхании и повышении концентрации аммония в митохондриях может работать на синтез глутамата



Симбиотическая фиксация азота

Биологическая азотфиксация: симбиотическая фиксация молекулярного азота

Бобово-ризобийный симбиоз (*Rhizobium*)

Rh. leguminosarum – бактерии гороха,
вики, кормовых бобов, чечевицы,

Rh. phaseoli – фасоли,

Rh. vigna – вигны, маша, арахиса,

Rh. cicer – нута,

Rh. lupini – люпина,

Rh. trifolii – клеверов,

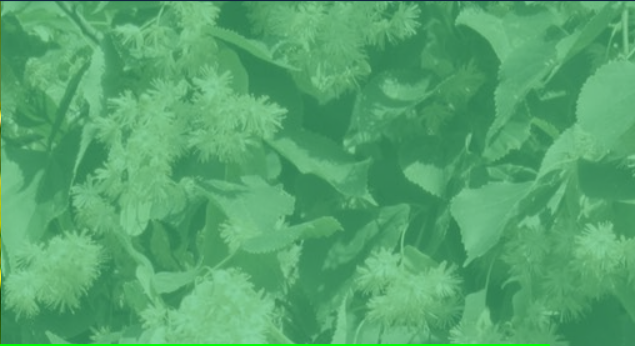
Rh. meliloti – люцерны, донника,

Rh. simplex – эспарцета,

Rh. robinii – акации.

Симбиозы ольхи, облепихи

Актиномицеты из рода *Frankenia*



Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Феномен узнавания бактерией растения-хозяина

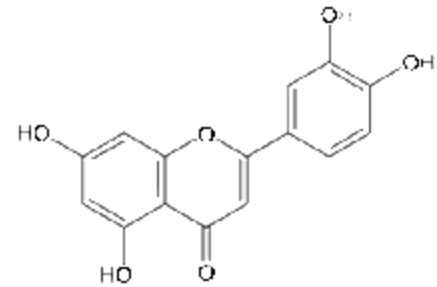


1. Растение сигнализирует бактериям, выделяя специфические вещества - «Где мои бактерии?» 😊

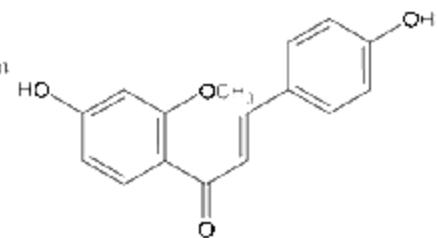
флавоноиды

Specific structure

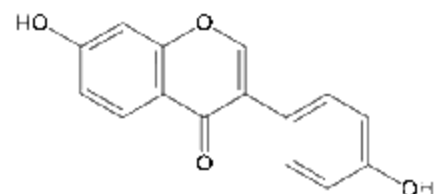
Luteolin, a flavone inducer from *Medicago* spp., active on *S. meliloti*



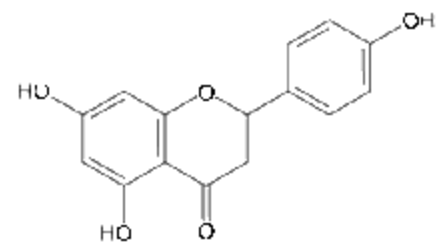
4,4'-Dihydroxy-2'-methoxychalcone, a chalcone inducer from *Medicago*



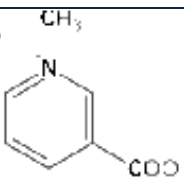
Genistein, a flavone inducer active on *B. japonicum*



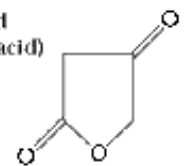
Naringenin, a flavanone active on *R. leguminosarum* by vicine



Trigonelline (a betaine)



Tetronic acid (an aldonic acid)



Бетаины, альдоновые кислоты

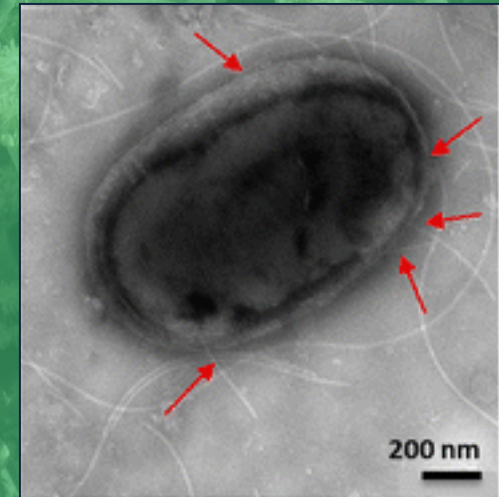
Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Феномен узнавания бактерией растения-хозяина



2. Сигнал растения узнается
бактериальным белком
NodD

NB! Сигнал специфичен и его
узнает только «своя»
бактерия

3. Бактериальный белок NodD
запускает синтез «ответа»
– бактерия синтезирует
свой сигнал для растения
- «мы здесь!»



почвенная бактерия
Rhizobium leguminosarum
bv. *trifolii*

Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Феномен узнавания бактерией растения-хозяина

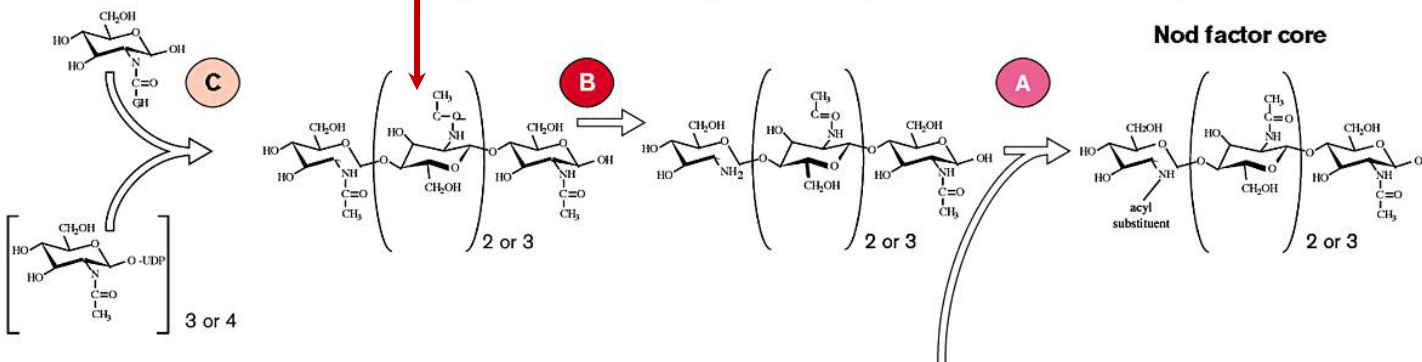
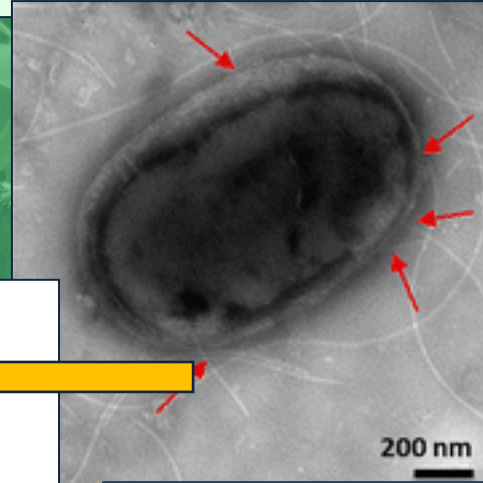
Ответный сигнал бактерии для своего растения:

- Основа – линейная цепочка из 4-5 молекул N-ацетил-β-D-глюкозамина (мономер хитина) – **NB!** одинаковая для всех бактерий!

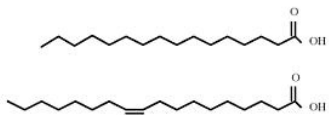
NodC is a chitin-oligosaccharide synthase that preferentially produces chitin-tetraose or chitin-pentaose, depending on species source. This product specificity influences host specificity.

NodB is a deacetylase that has not been found to vary in activity from species to species.

NodA is an acyltransferase which demonstrates substrate specificity with regard to the fatty acid moiety. This substrate specificity influences host specificity.

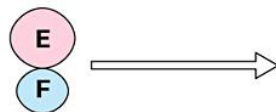


**почвенная
бактерия
*Rhizobium
leguminosarum*
bv. *trifolii***



Incorporation of common membrane fatty acids into nod factors requires no host-specific nodulation genes.

Fatty acid biosynthesis



NodE and NodF participate in the synthesis of polyunsaturated fatty acids which are incorporated into nod factors and are host-

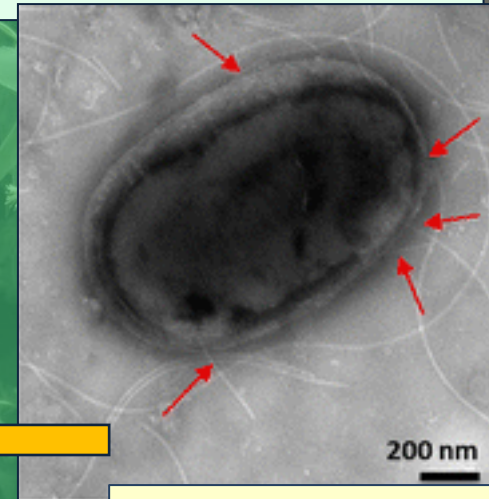
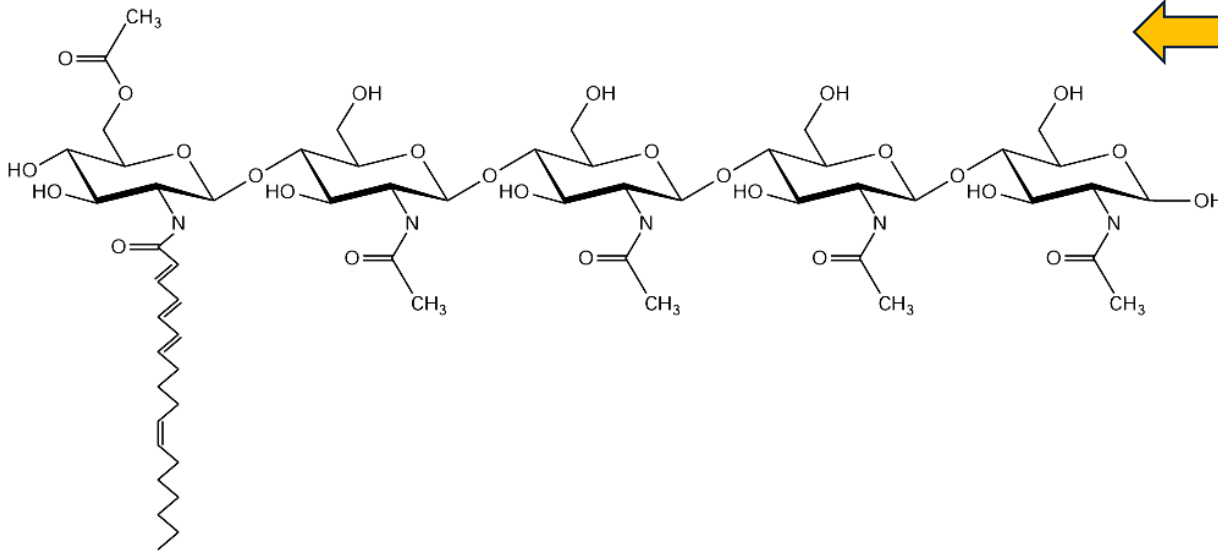
- к основе присоединяются «украшения» из жирных кислот – **NB!** эти «украшения» специфичны для каждого вида бактерий

Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Феномен узнавания бактерией растения-хозяина

Ответный сигнал бактерии для своего растения называется **pod-фактор**

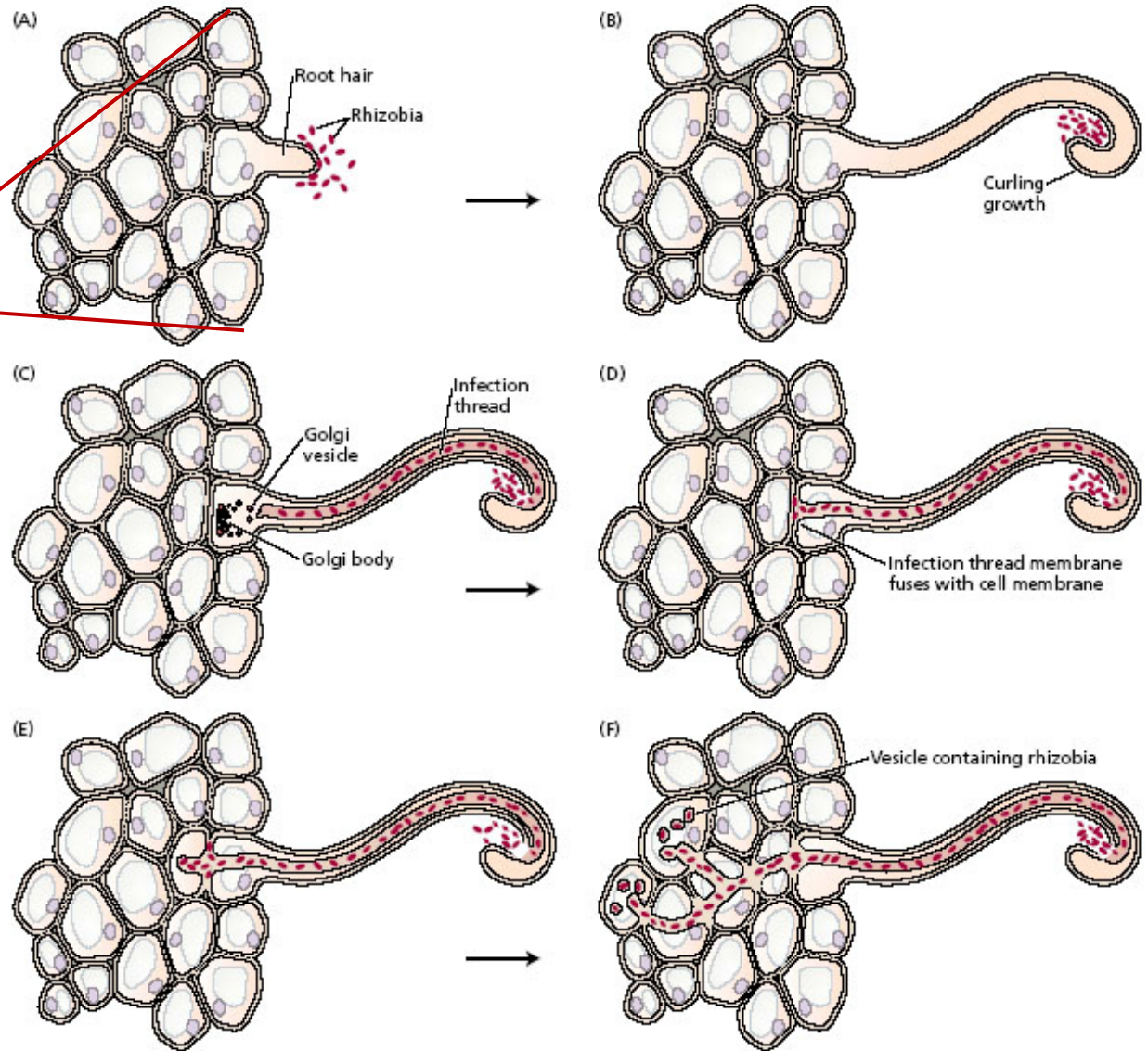
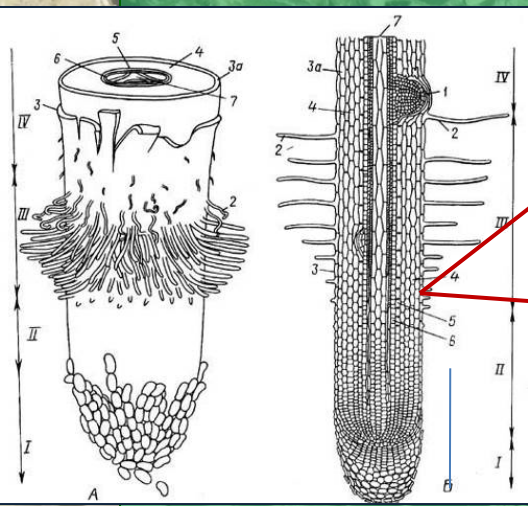
pod-фактор запускает инфекционный процесс

R. leguminosarum bv. *viciae*

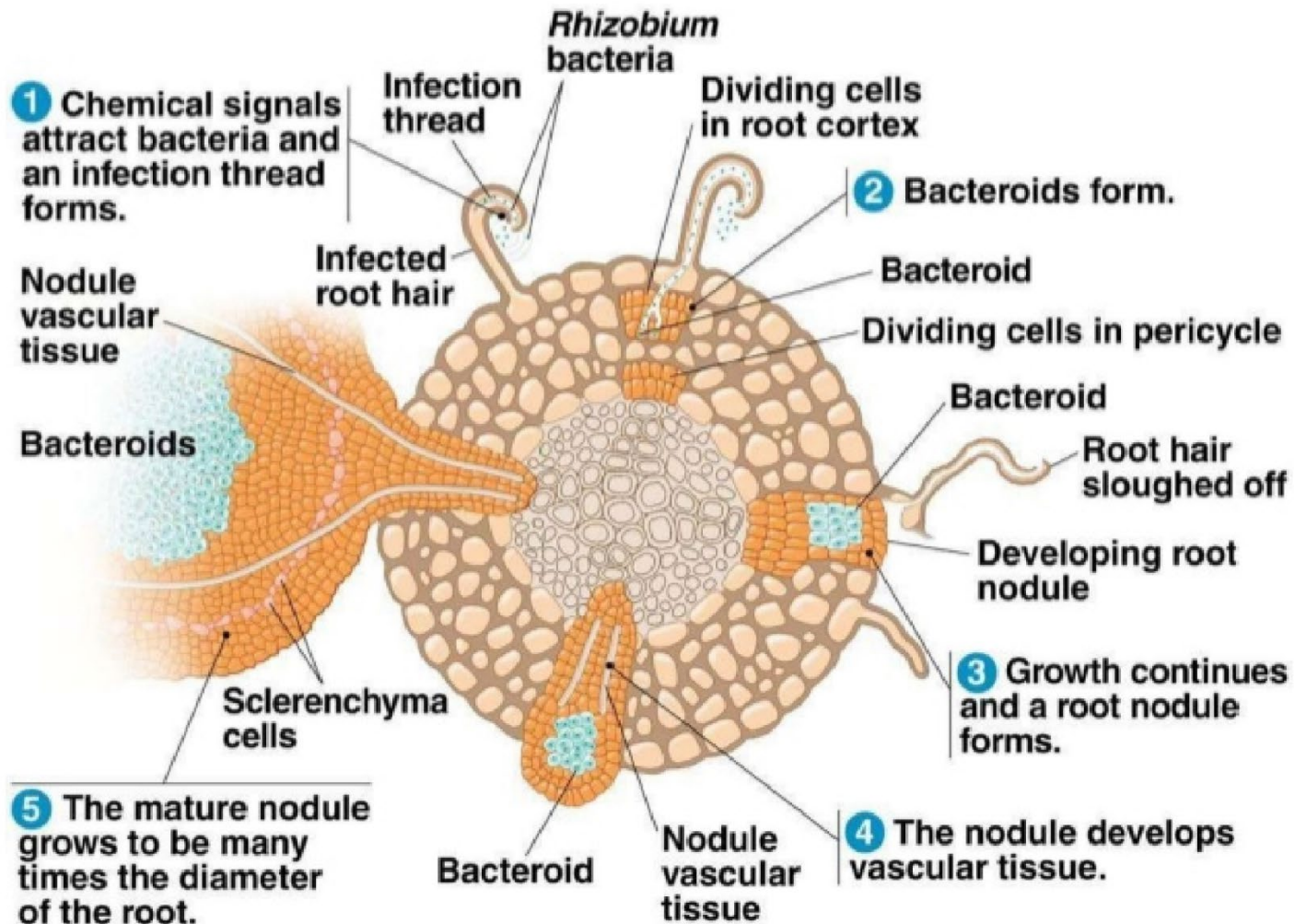


**почвенная
бактерия
*Rhizobium
leguminosarum*
bv. *trifolii***

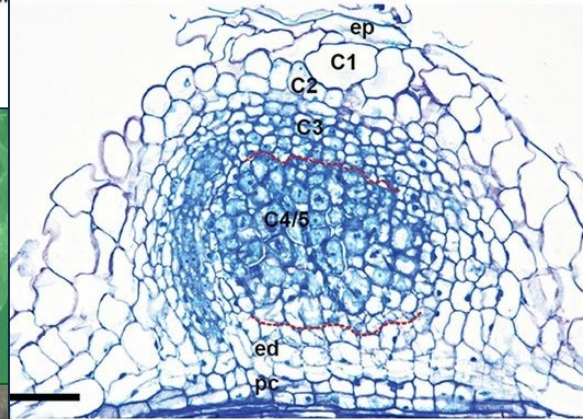
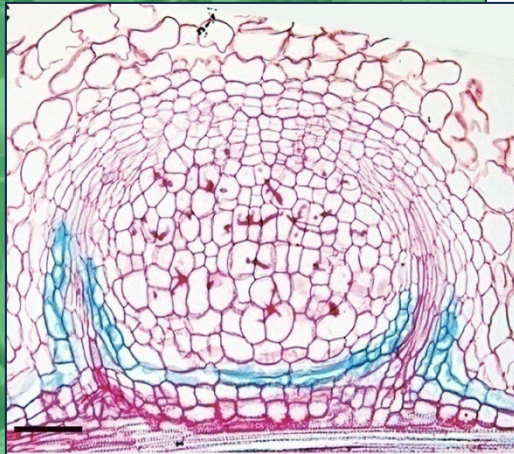
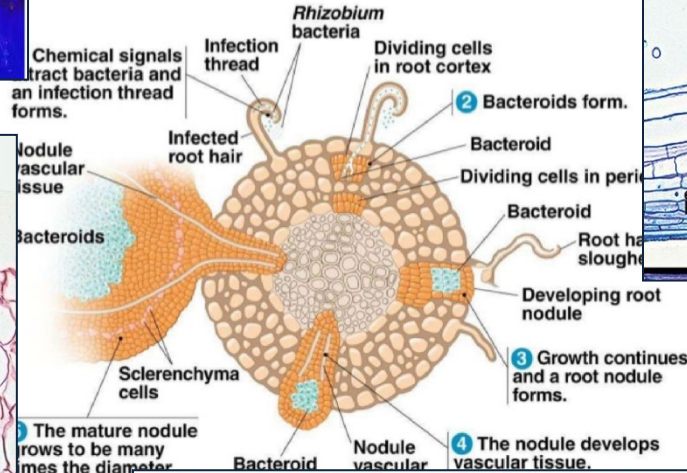
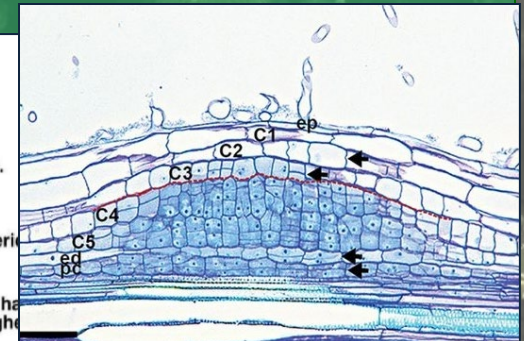
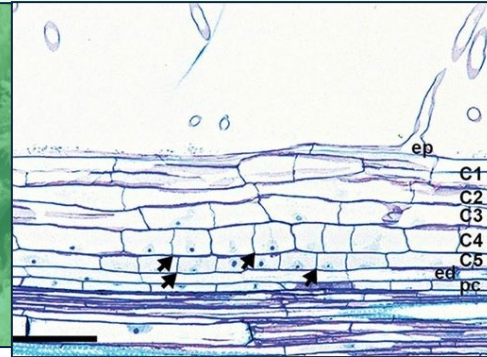
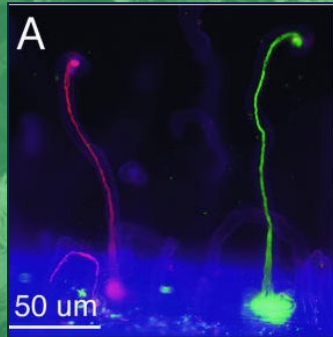
Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Инфекционный процесс и формирование клубенька



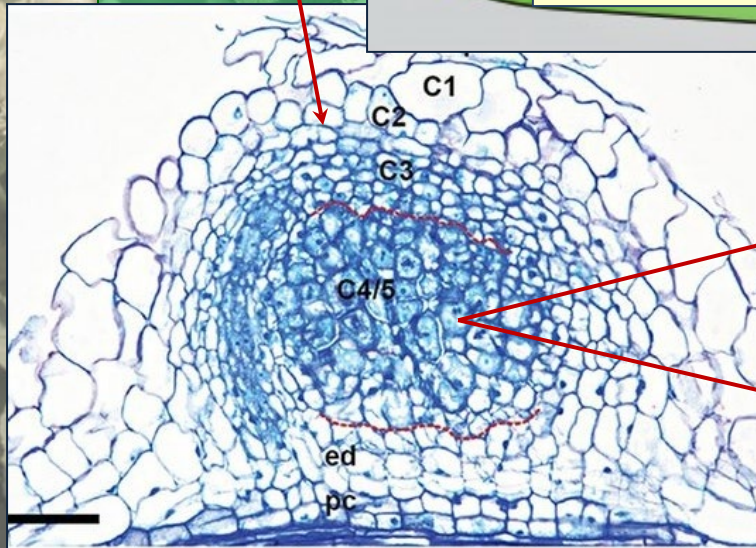
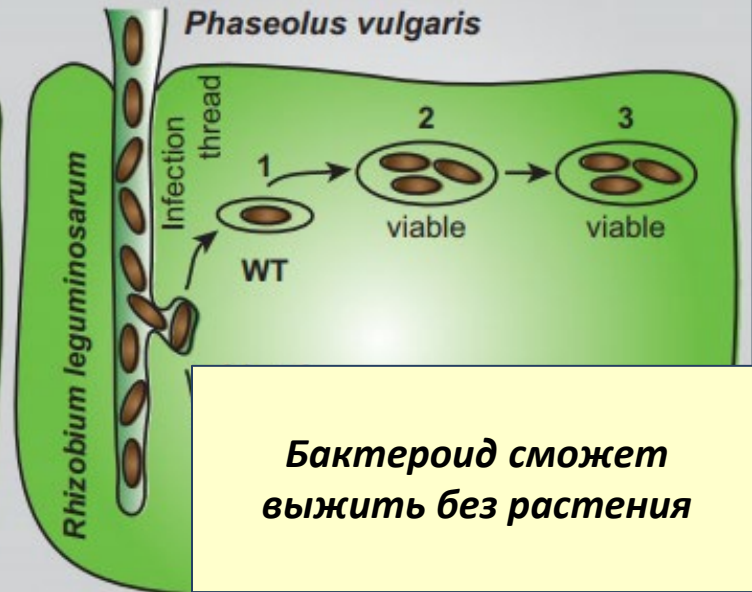
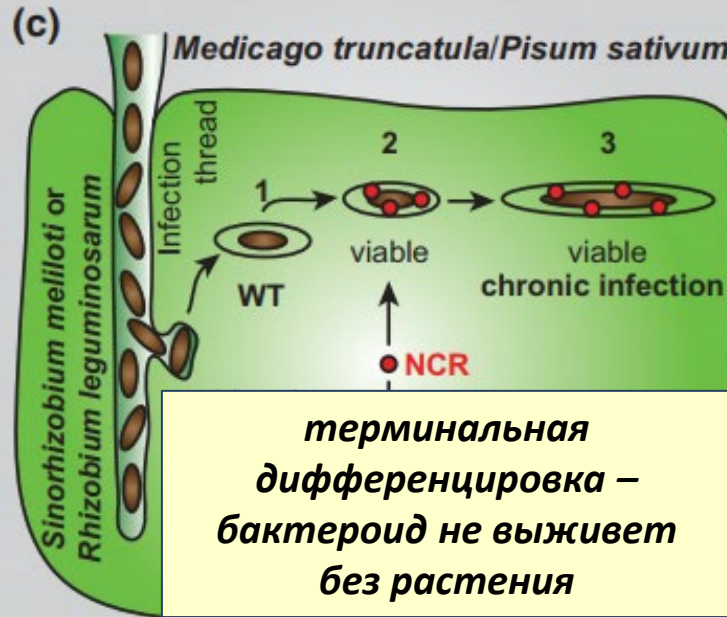
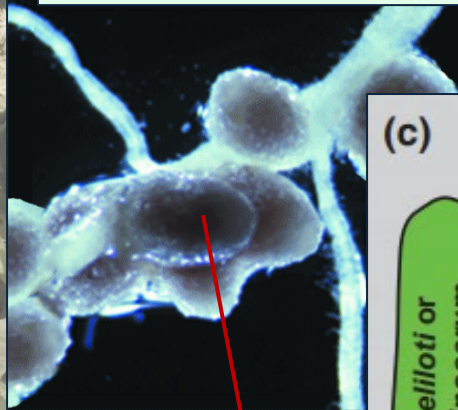
Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Инфекционный процесс и формирование клубенька



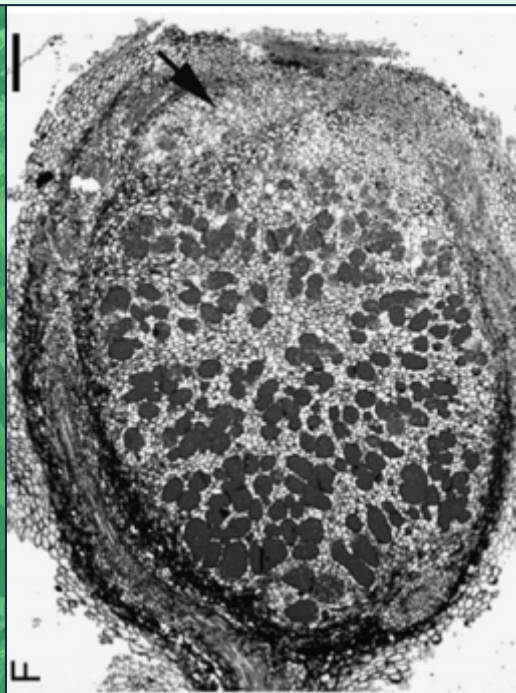
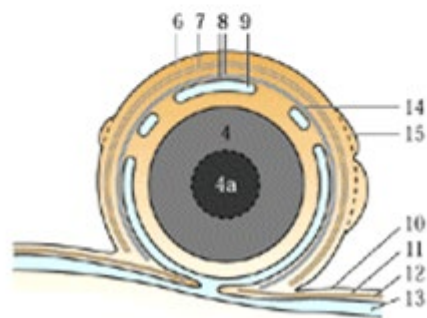
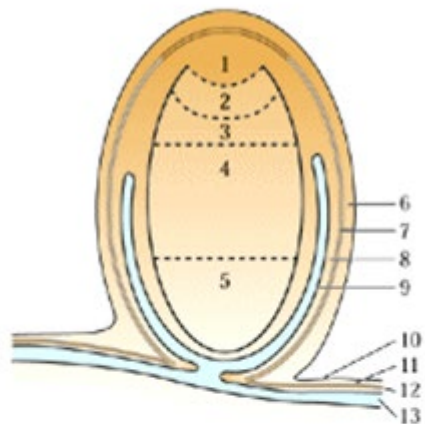
Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Инфекционный процесс и формирование клубенька



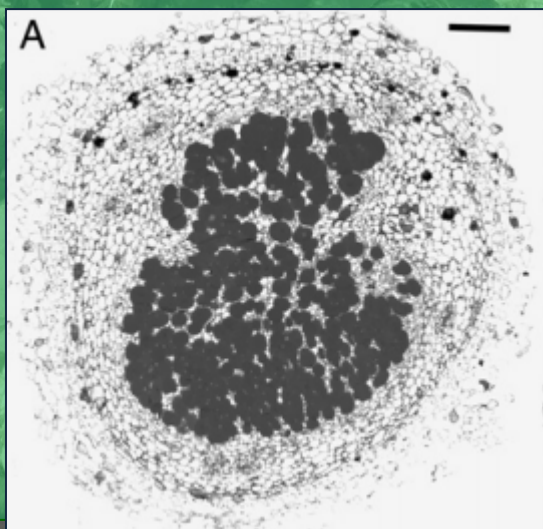
Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Инфекционный процесс и формирование клубенька



Симбиотическая фиксация молекулярного азота: Инфекционный процесс и формирование клубенька

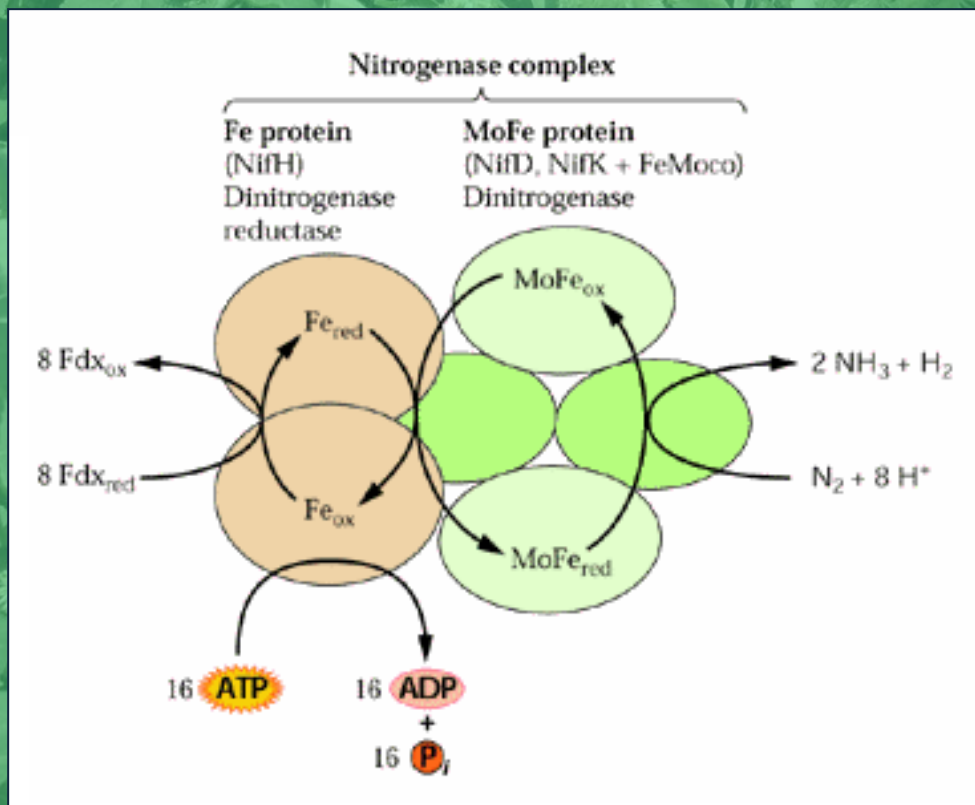
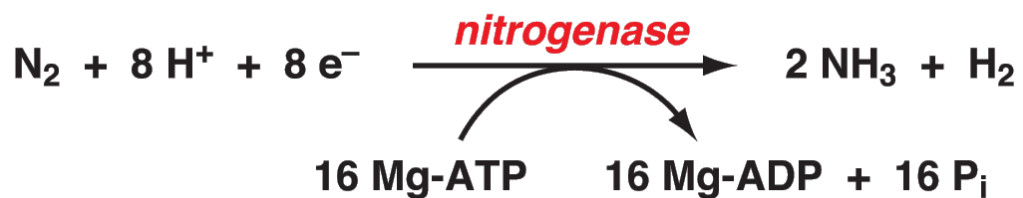


Многолетний клубенек



**Клубенек, работающий
один сезон**

Нитрогеназа – ключевой фермент симбиотической азотфиксации



Нитрогеназа – комплекс,
состоящий из двух
компонентов:

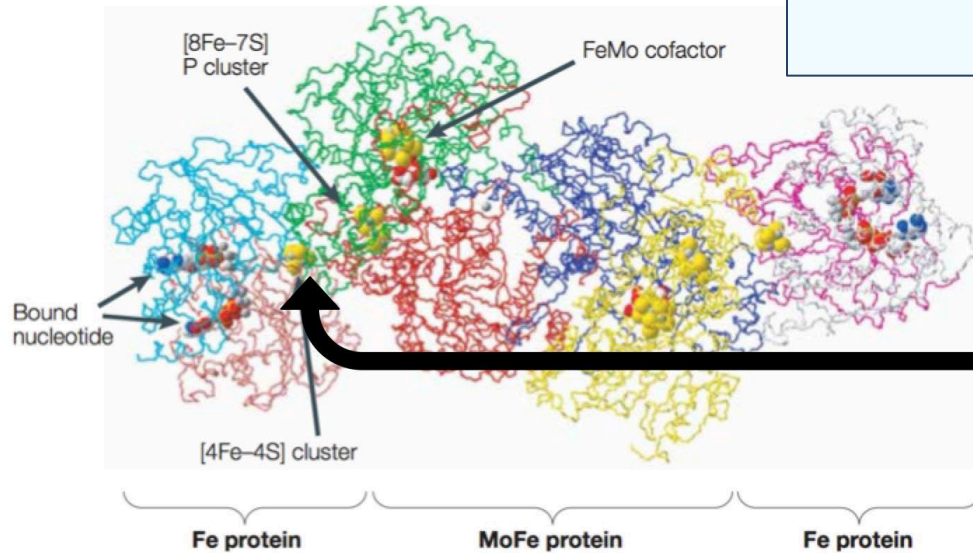
- Fe-белок
- Mo-Fe- белок

Нитрогеназа – ключевой фермент симбиотической азотфиксации:

Полностью ингибируется молекулярным кислородом

Кислород необратимо окисляет

FeS-кофакторы



Конфликт интересов:

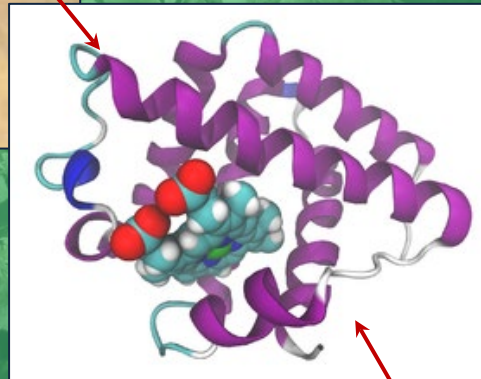
*– нитрогеназа ингибируется кислородом
(57 нМ O₂ полностью подавляет азотфиксацию в клубеньках сои),*

– а дыхательная ЭТЦ бактериоида не может работать без кислорода...

Нитрогеназа – ключевой фермент симбиотической азотфиксации: *Полностью ингибируется молекулярным кислородом*

Решение проблемы:

**1. Легоглобин (леггемоглобин) –
растительный аналог гемоглобина,
эффективно связывает свободный кислород**

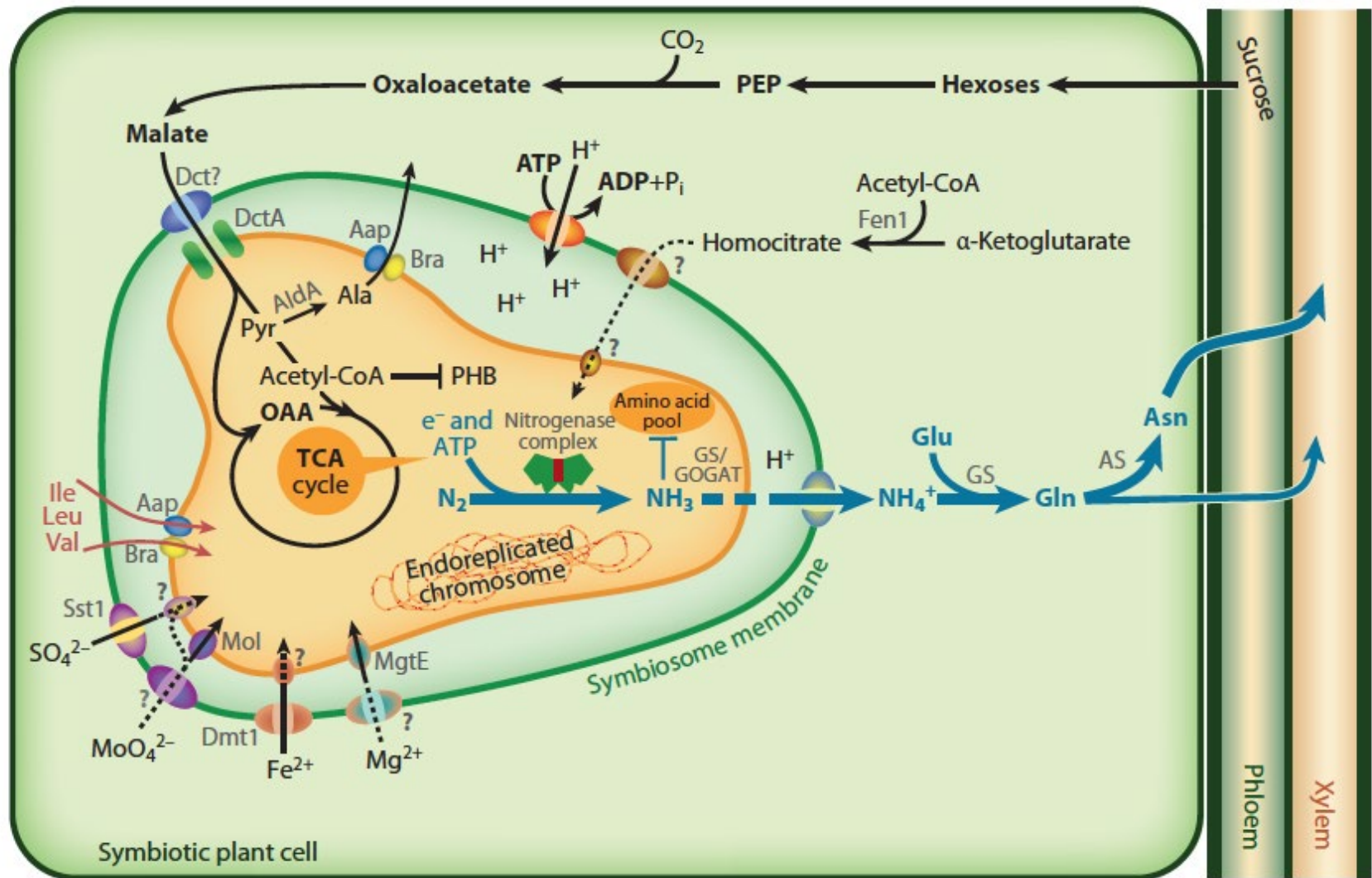


**2. Терминальная оксидаза ЭТЦ бактериоида
(аналог комплекса IV) обладает очень
высокой афинностью к кислороду
Т.е. работает при очень низких
концентрациях, + может забирать кислород
у легоглобина**



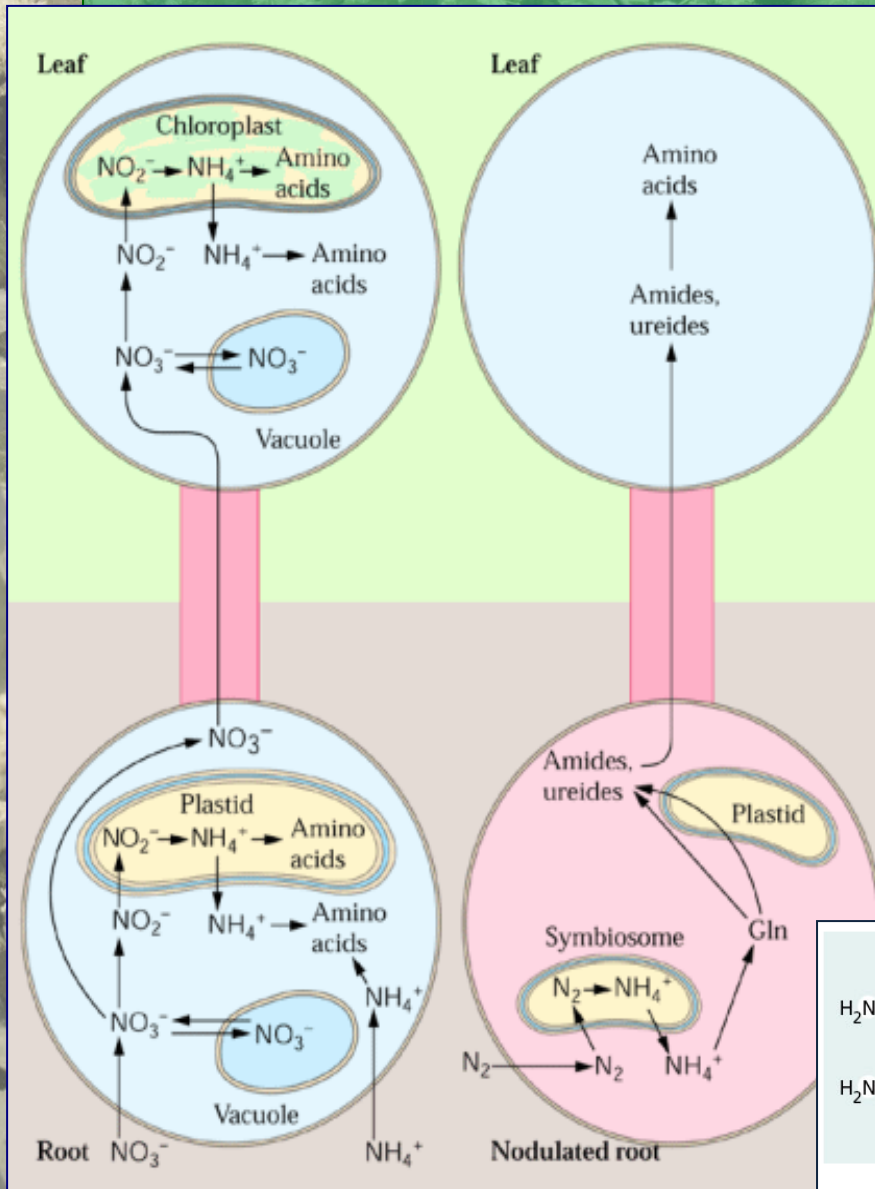
Симбиотическая фиксация молекулярного азота:

Взаимовыгодный процесс – растение снабжает бактероид углеродными скелетами



Симбиотическая фиксация молекулярного азота:

Транспортируются амиды и уреиды

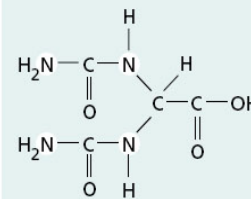


Только у травянистых растений транспорт азота может осуществляться в виде NO_3^- .

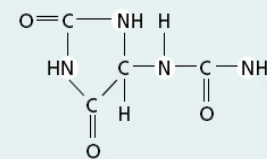
В других случаях:

1. Аминокислоты (глутаминовая и аспарагиновая кислоты и их амиды).
2. Небелковые аминокислоты: цитруллин (например, береза) азетидин-2-карбоновая к-та (лилейные)
3. Продукты окисления мочевоы кислоты (уреиды): алантоин (бурачниковые), алантоиновая кислота (клен)

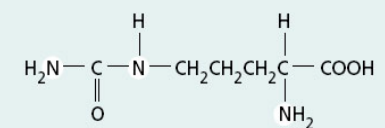
При симбиотической азотфиксации – амиды (аспарагин и глутамин) и уреиды. Причем, у растений умеренных широт (горох, клевер, кормовые бобы, чечевица) – амиды, у тропических (соя, фасоль, арахис) уреиды.



Allantoic acid

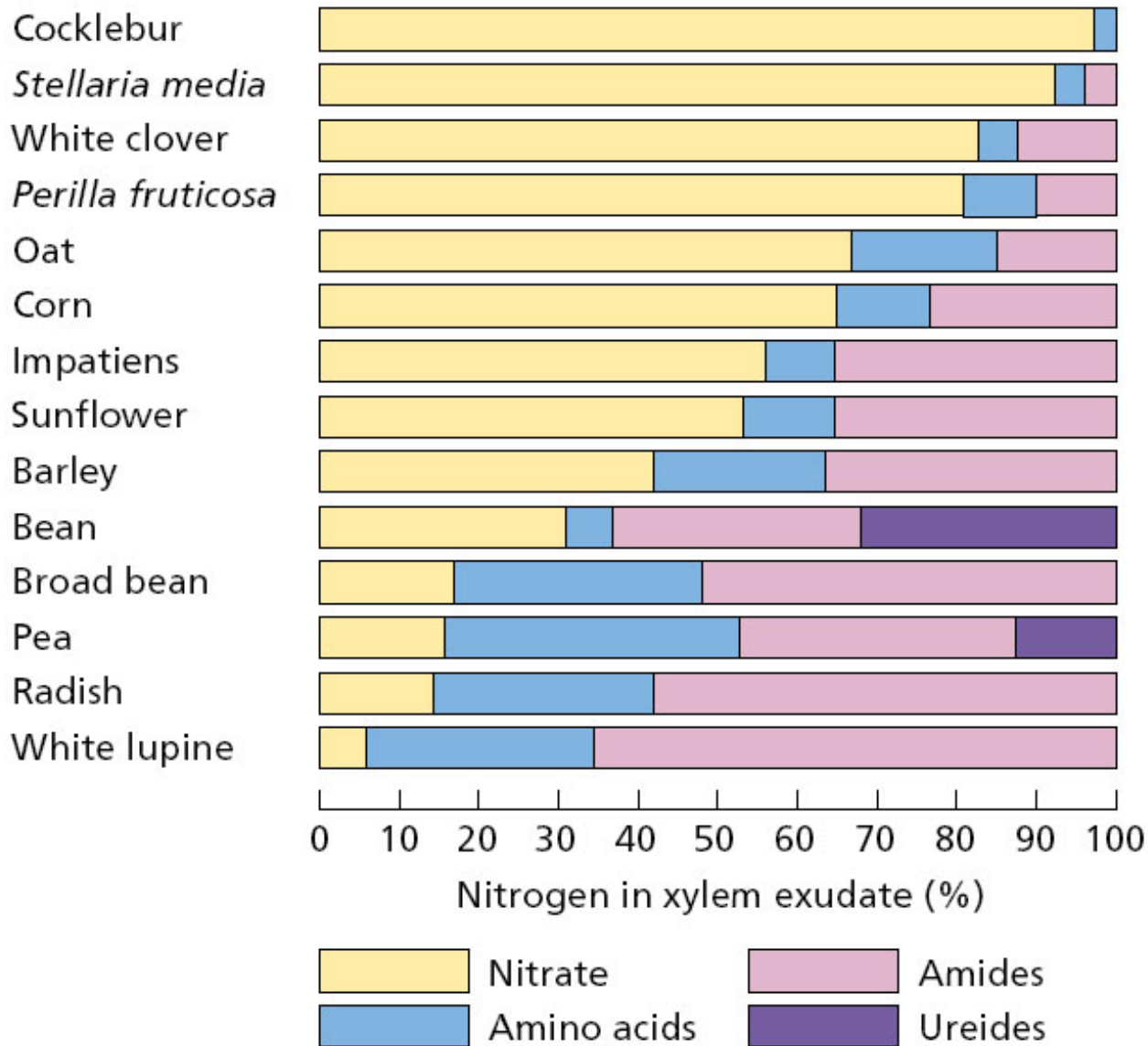


Allantoin



Citrulline

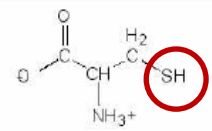
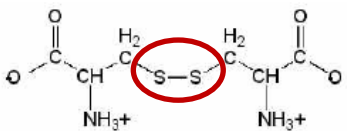
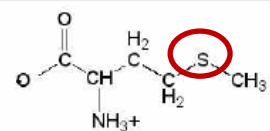
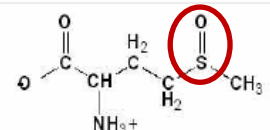
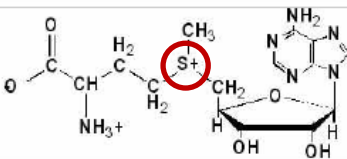
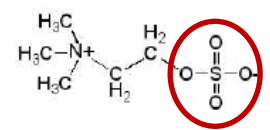
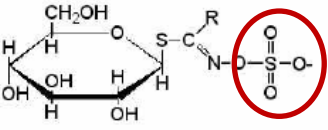
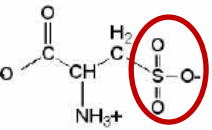
Относительное содержание нитратов и других азотсодержащих соединений в ксилемном соке



Основные серосодержащие соединения растений

Sulfur Form	Chemical Formula	Valence
sulfate	SO_4^{2-}	+6
sulfite	SO_3^{2-}	+4
elemental sulfur	S^0	0
hydrogen sulfide	H_2S	-2

TABLE 2. EXAMPLES OF ORGANIC SULFUR COMPOUNDS IN PLANTS

Form of Sulfur	General Structure	Example	Structure
Thiols	RSH	cysteine (others- coenzyme A, reduced glutathione, protein thiols)	
Disulfide	RSSR	cystine (others- oxidized glutathione, protein disulfides)	
Thioethers	R_1SR_2	methionine (others- biotin, thiamine pyrophosphate)	
Sulfoxides	R_1SOR_2	methionine sulfoxide (others- allicin the onion flavor compound)	
Methylsulfonium	$(\text{H}_3\text{C})\text{S}^+(\text{R})_2$	S-adenosylmethionine (others- dimethyl- sulfoniopropionate, S-methylmethionine)	
Sulfate Esters	$\text{R}-\text{O}-\text{S}(=\text{O})_2-\text{O}-$	choline-O-sulfate (others- sulfated brassinosteroids)	
Sulfamates	$\text{R}=\text{N}-\text{O}-\text{S}(=\text{O})_2-\text{O}-$	glucosinolate- flavor compound of Brassica	
Sulfonic Acids	$\text{R}-\text{C}(=\text{O})-\text{S}(=\text{O})_2-\text{O}-$	cysteic acid (others- sulfoquinovosyl diacylglycerol)	

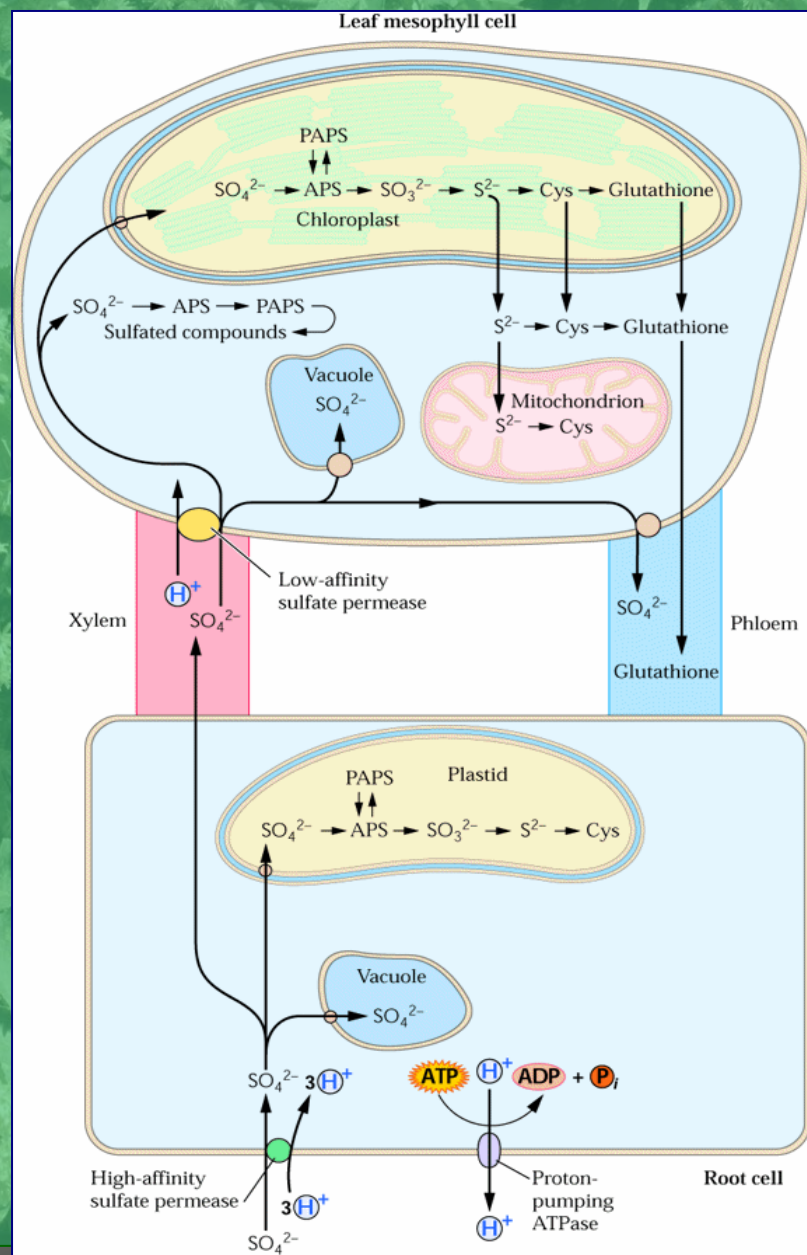
Поглощение, транспорт и метаболизм серы

- *Восстановление сульфата в хлоропластах*

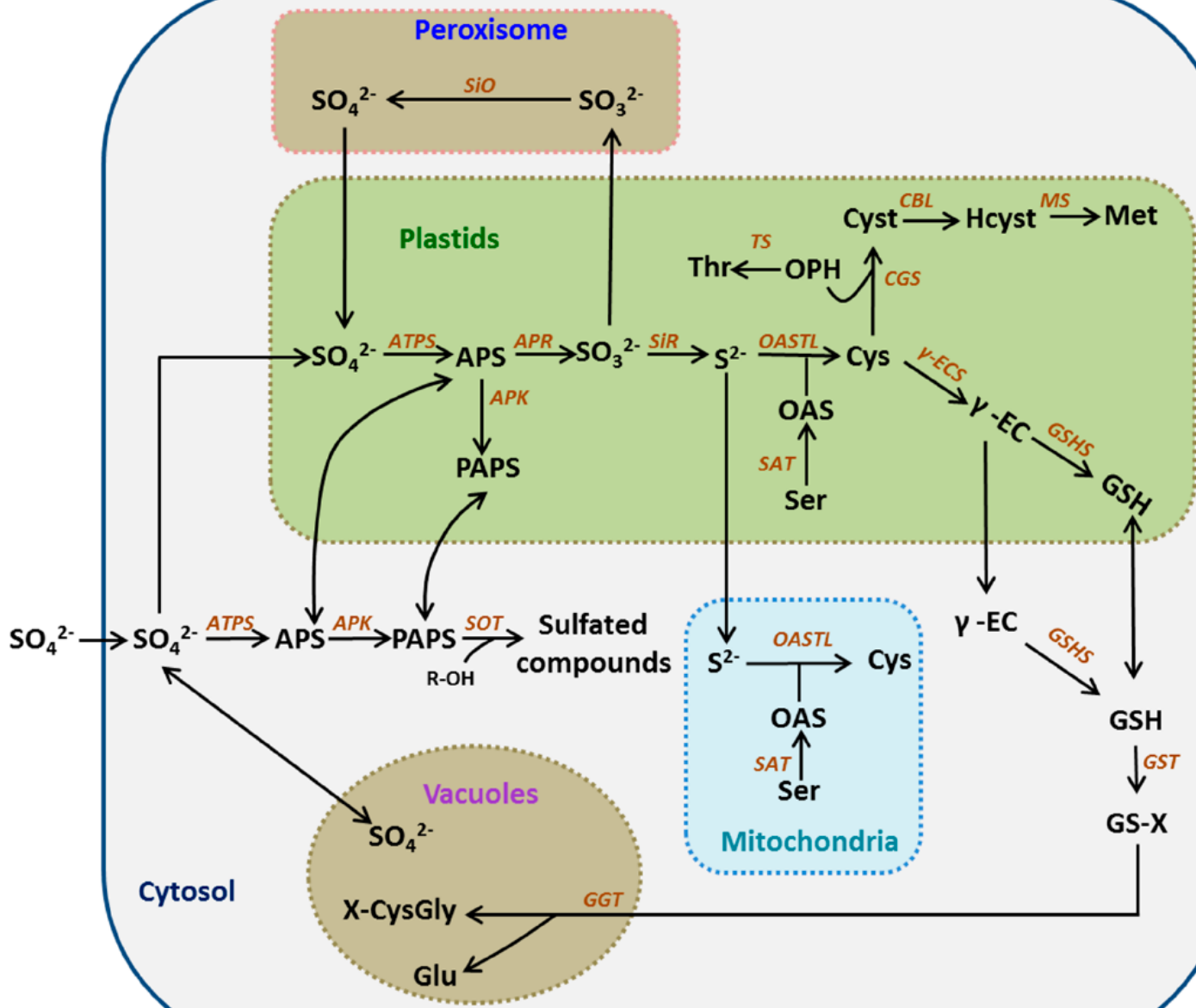
приводит к образованию жизненно необходимых веществ – цистеина и глутатиона – первичный метаболизм

- *Сульфатирование в цитозоли* - путь синтеза вторичных метаболитов (глюкозинолатов)

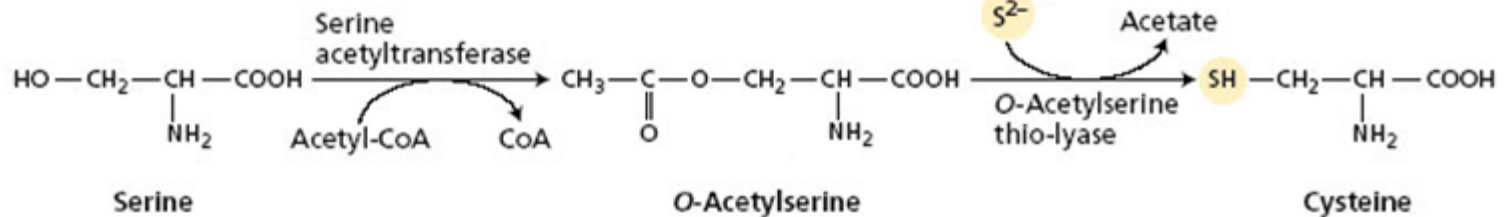
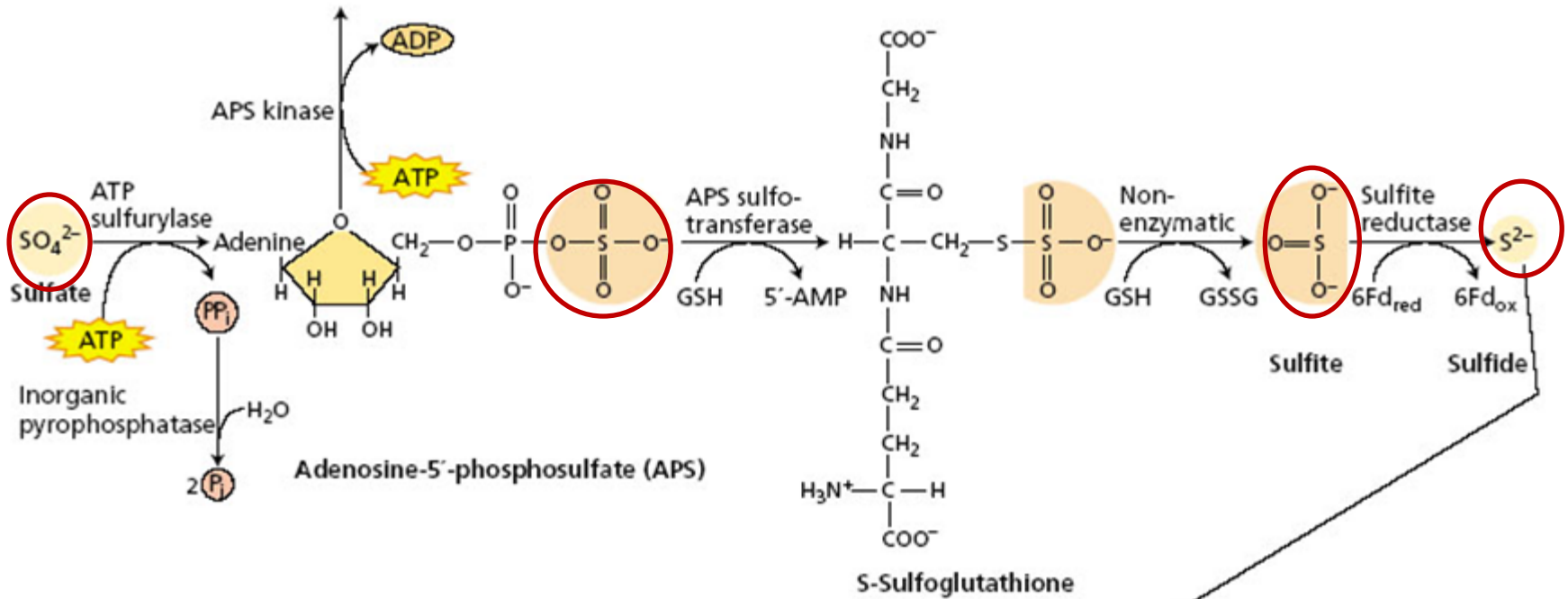
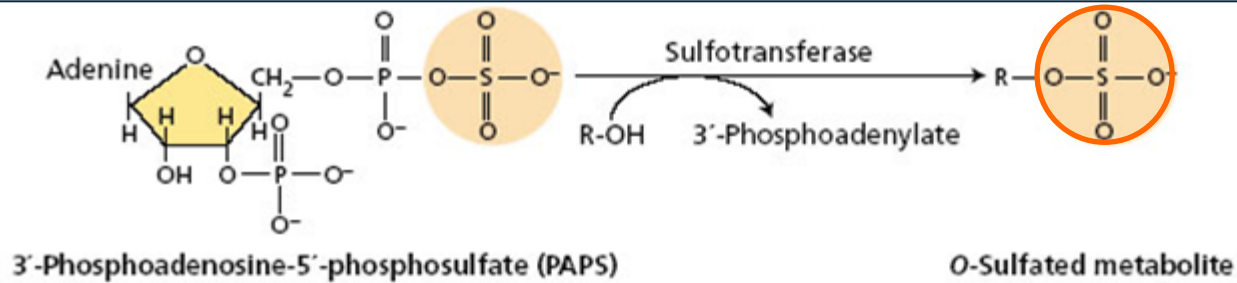
Этот путь подавляется в условиях стресса



Поглощение, транспорт и метаболизм серы

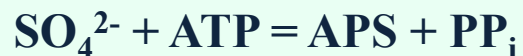


Метаболизм серы

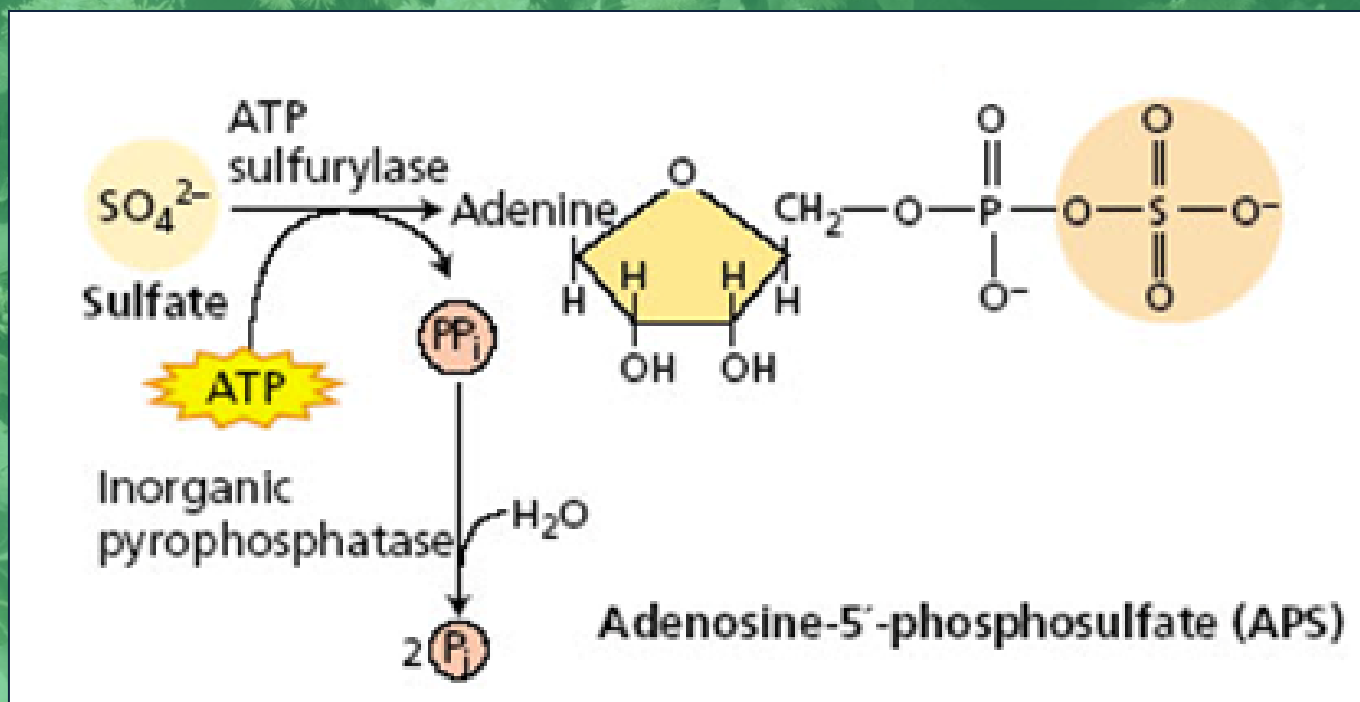


Метаболизм серы:

Активация сульфата, образование АФС



АФС-сульфурилаза: 2 изоформы. Основная – пластидная (85 – 90% всей активности), минорная – цитозольная. Тетрамеры, каждая субъединица по 50 kDa. K_m 0,04 мкМ (!)



Метаболизм серы:

Первый этап восстановления в хлоропластах

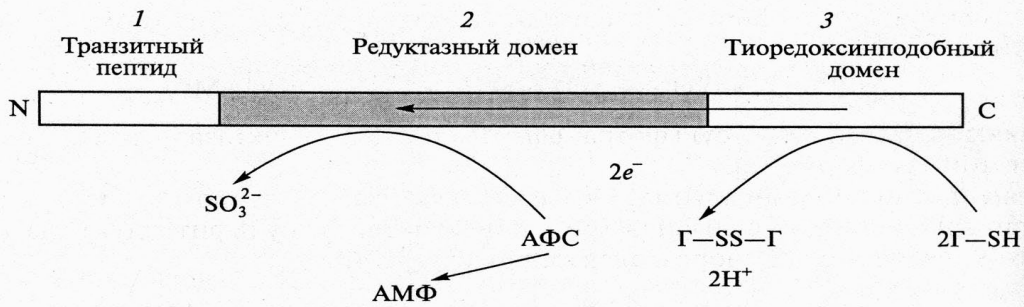
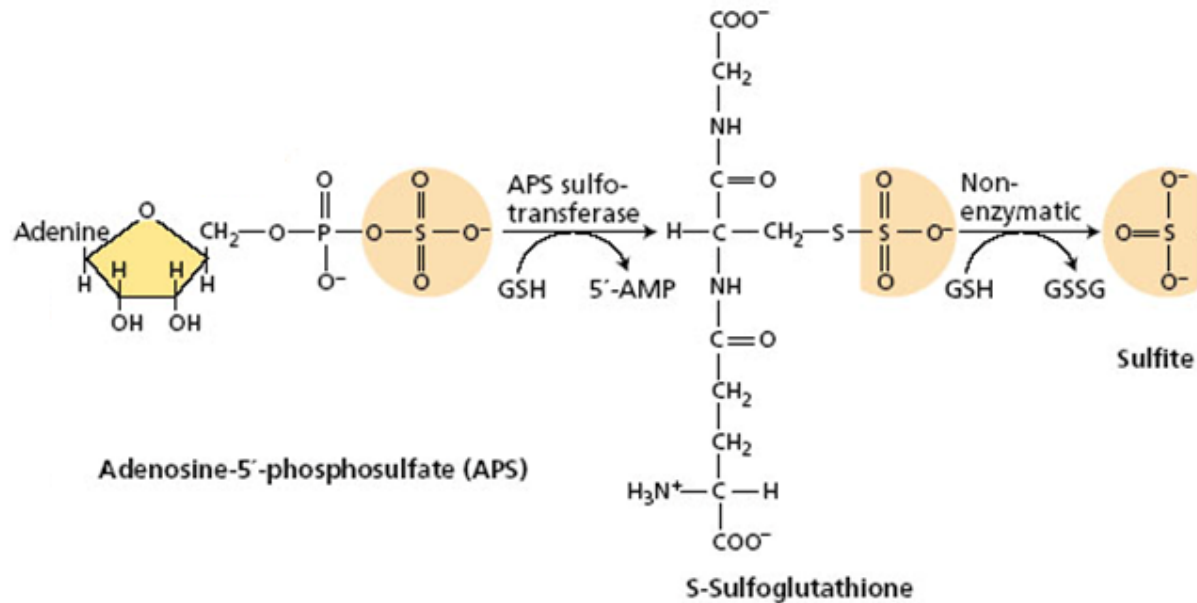


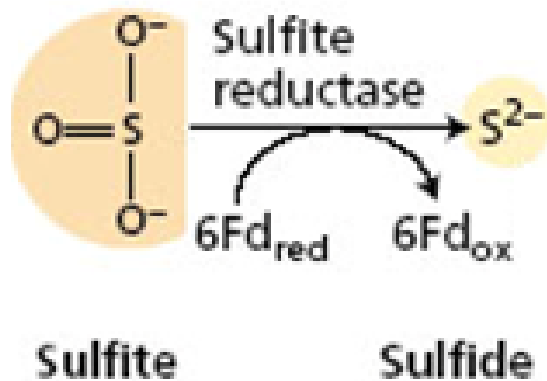
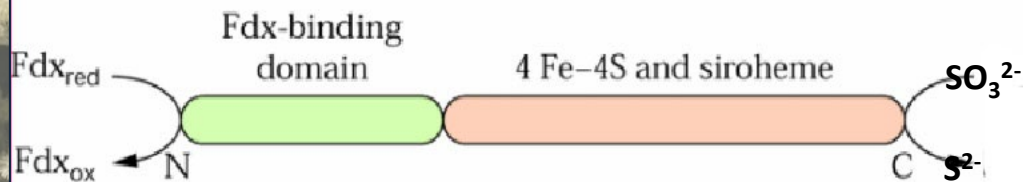
Рис. 6.50. Схема строения и работы АФС-редуктазы.

АФС-сульфотрансфераза = АФС-редуктаза.
Фермент находится в строме пластид



Метаболизм серы:

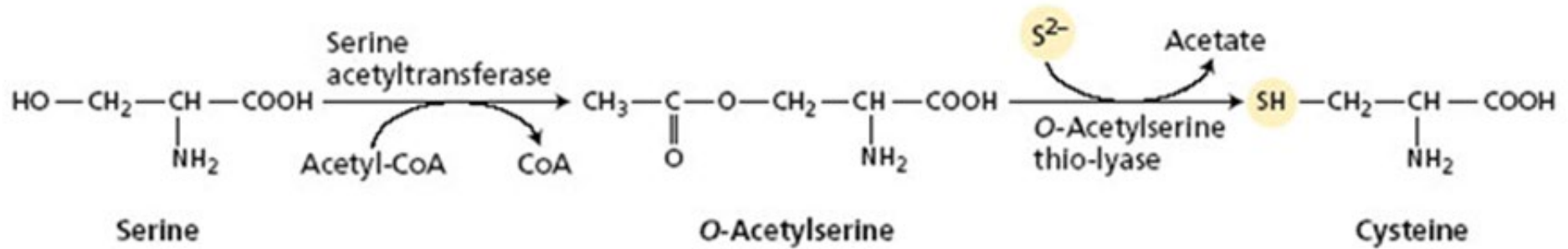
Второй этап восстановления в хлоропластах



Сульфитредуктаза
- находится в строме
пластид
- Весьма похожа на
нитритредуктазу:
Гемопроtein, состоит из
двух или четырех
субъединиц по 64–71
kDa. Каждая
субъединица имеет
сирогем и
4Fe-4S-кластер. $K_m SO_3^{2-}$
= 10 мкМ

Метаболизм серы: Включение в состав органических соединений

Синтез цистеина в хлоропластах:



Метаболизм серы:

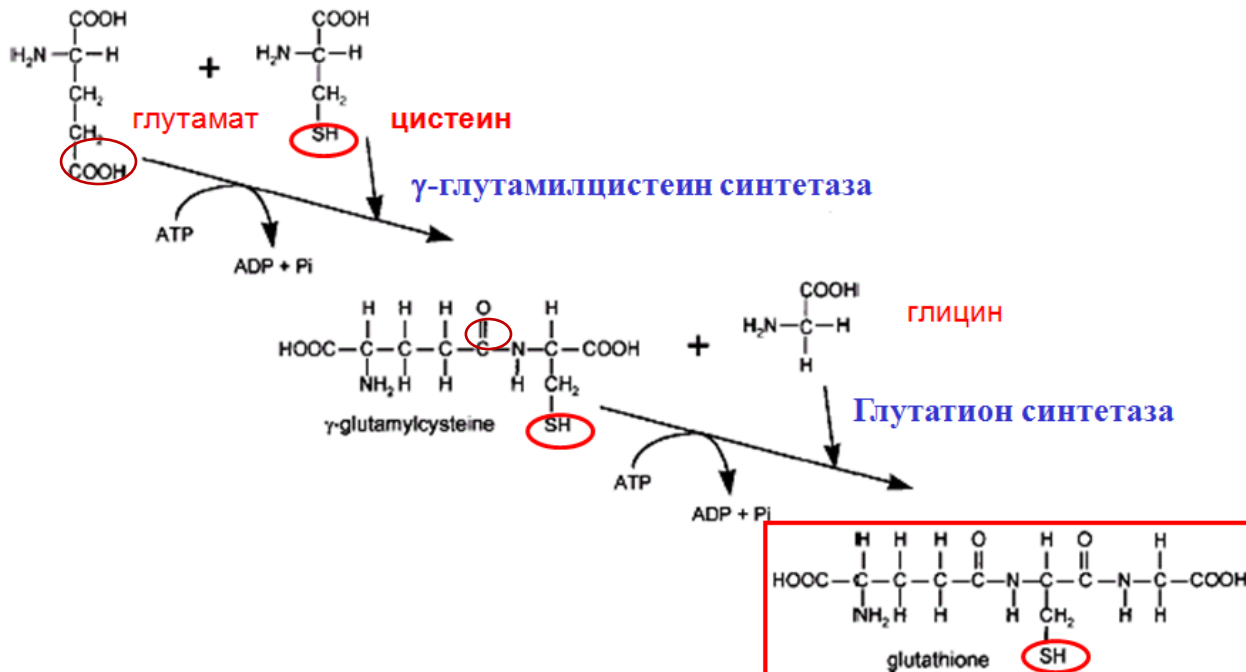
Включение в состав органических соединений

Синтез глутатиона (GSH):

Глутатион - это трипептид
γ-глутамил-цистеинил-глицин.

**не кодируется геномом, а синтезируется
ферментативно
в пластидах и цитозоле.**

Один из главных антиоксидантов клетки



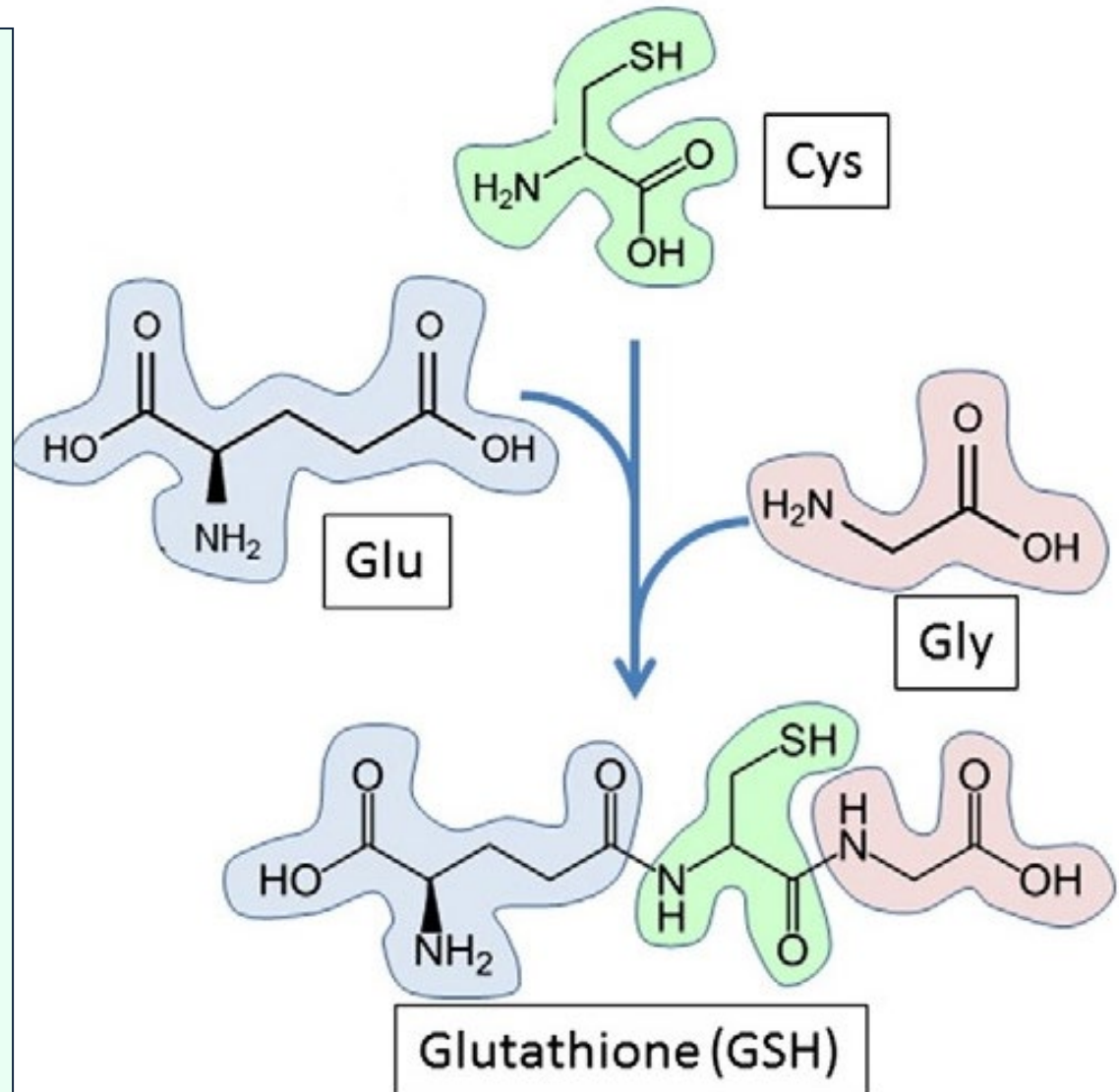
Метаболизм серы

Функции глутатиона в клетке

1. *запас и транспорт
восстановленной серы*

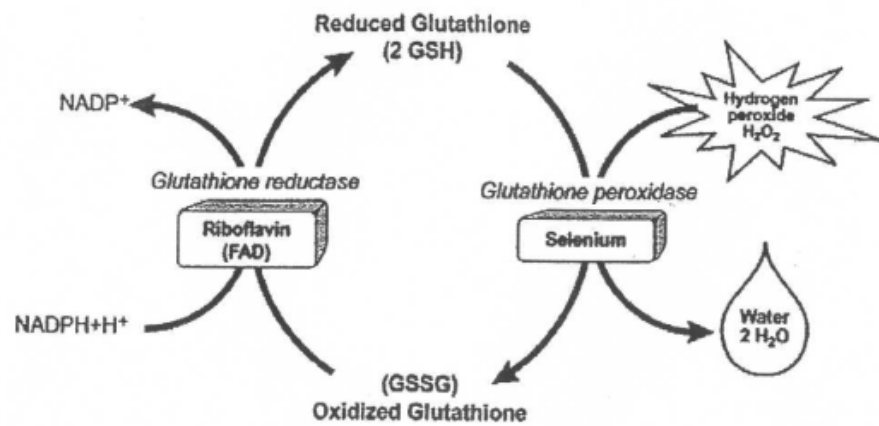
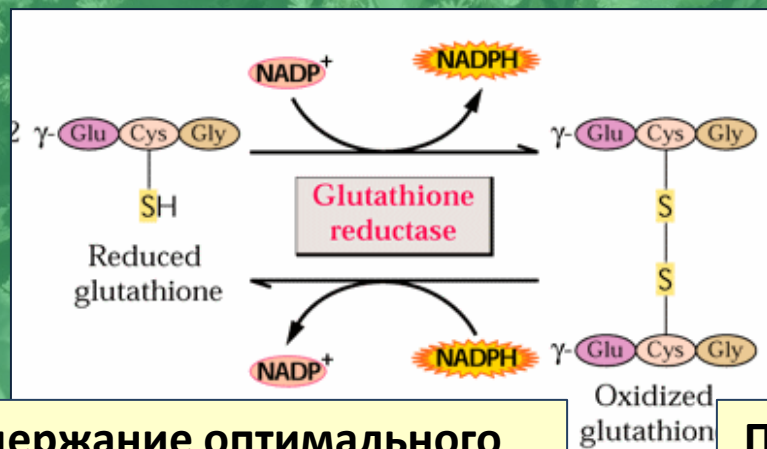
2. *защитная функция:*

- *Антиоксидантная защита*
 - *Поддержание
окислительно-
восстановительного
баланса клетки*
- *Защита от гербицидов и
тяжелых металлов*



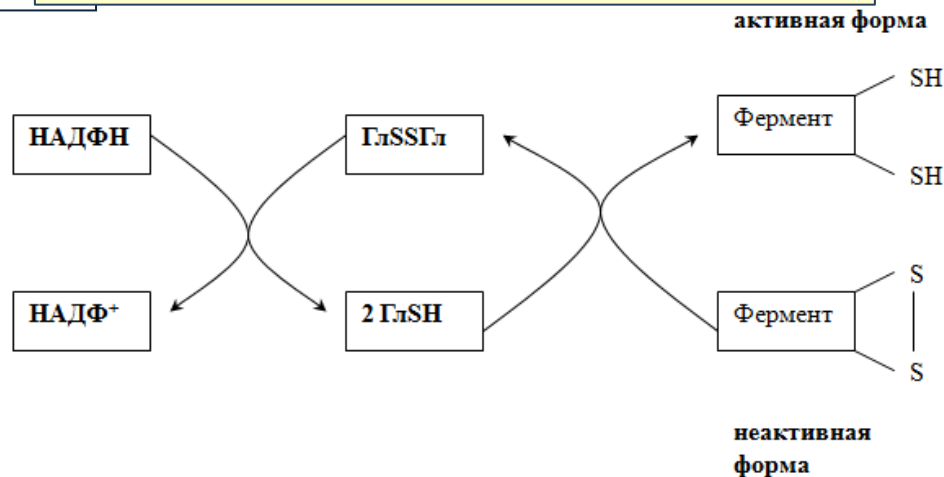
Антиоксидантная защита и поддержание Red/Ox баланса с помощью глутатиона

Восстановитель для антиоксидантных реакций



Поддержание оптимального соотношения концентраций $\text{НАДФ}^+/\text{НАДФН}$

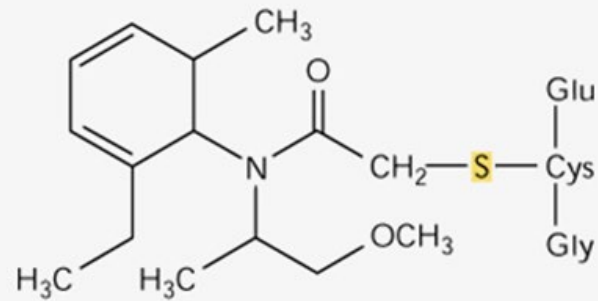
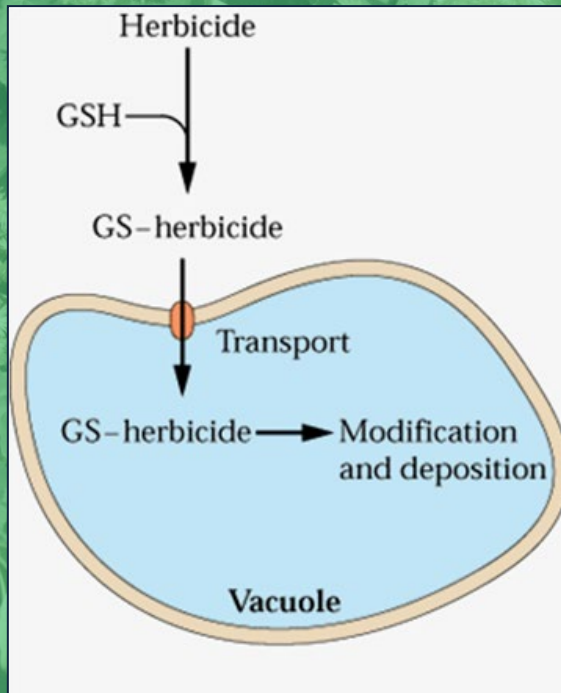
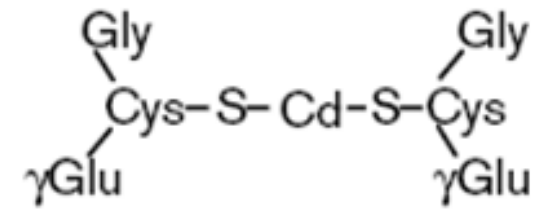
Поддержание активности ферментов



Защитная функция глутатиона

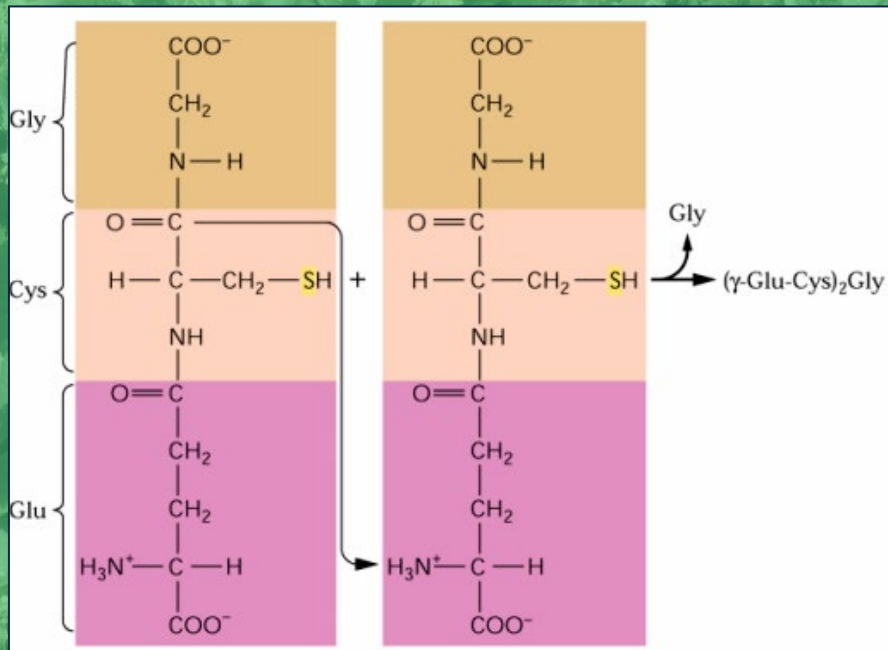
Связанное с глутатионом опасное вещество транспортируется в вакуоль для хранения или модификации:

Cd-GS

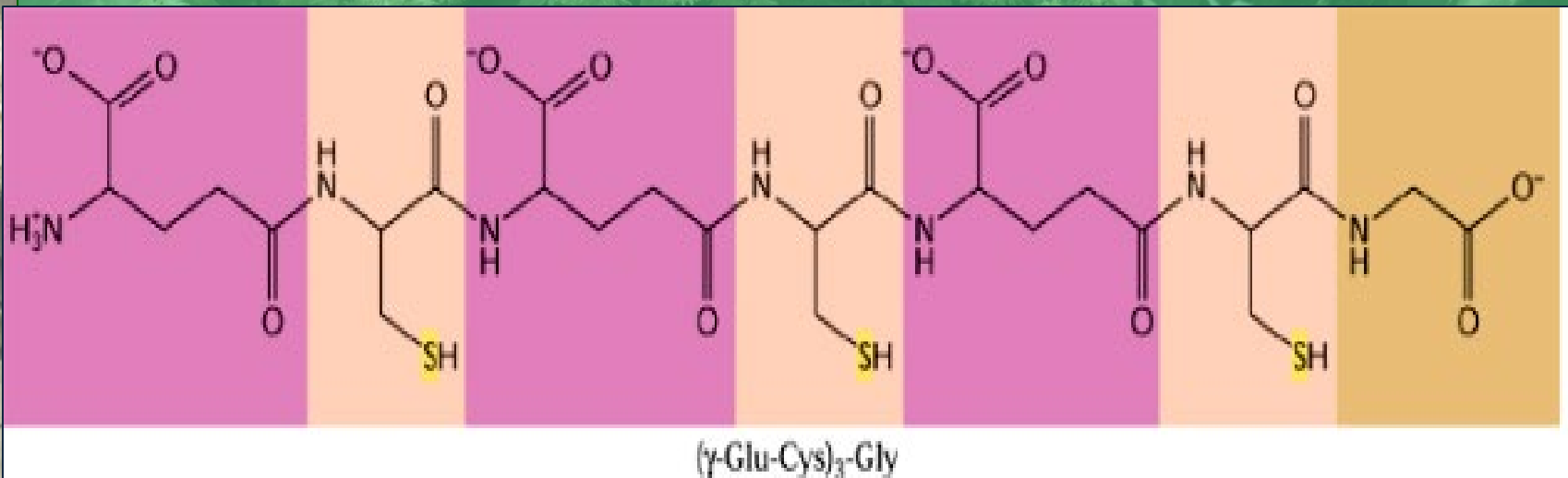


Metachlor-GS complex

Фитохелатины синтезируются из глутатиона

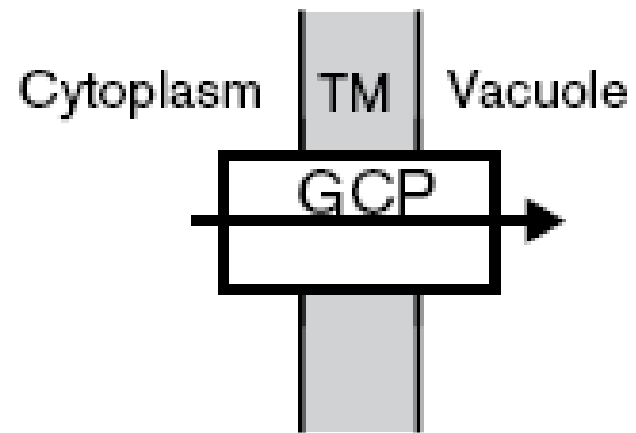
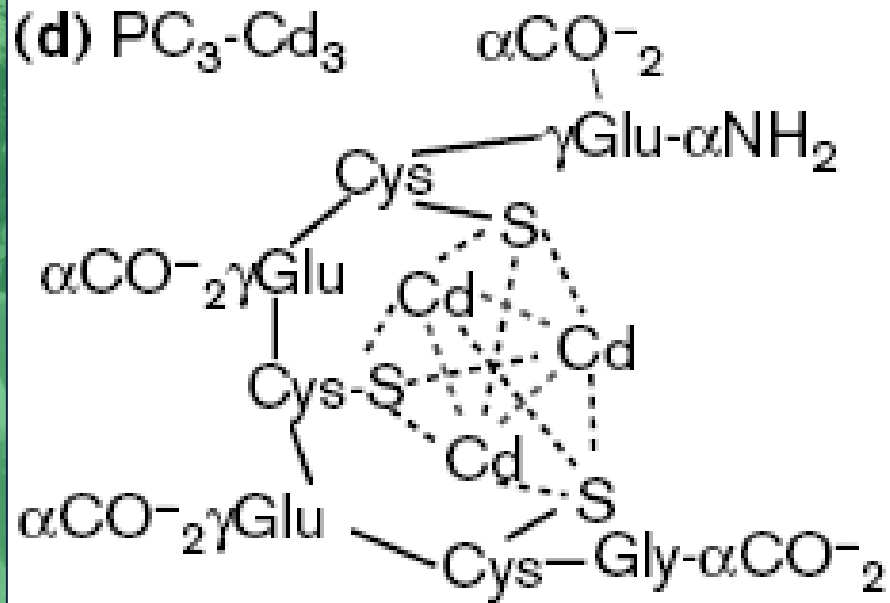


(γ -Glu-Cys)_n-Gly
n = 2 – 11



Фитохелатины – еще одна линия защиты растений

Детоксикация Cd с помощью фитохелатина:



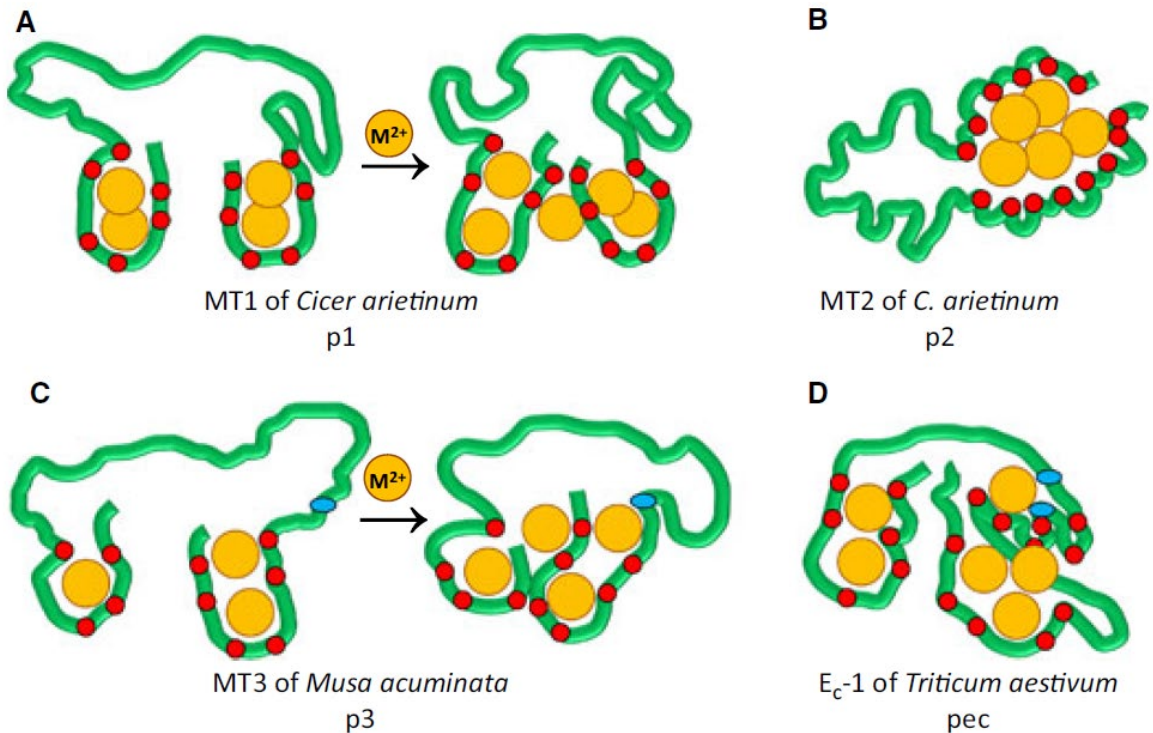
Основная функция фитохелатинов – детоксикация

и изоляция тяжелых металлов

Металлотионеины

– многофункциональные серосодержащие белки

- ✓ небольшие белки, 4 – 8КДа
- ✓ содержат много цистеина
- ✓ связывают разные моно- и двухвалентные катионы

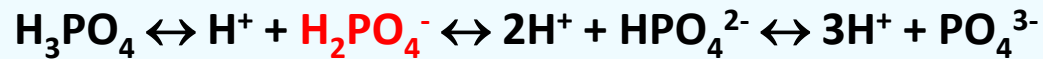


- тиольные группы могут выполнять антиоксидантные функции
- участвуют в нормальном метаболизме металлов (Cu, Zn)
- участвуют в детоксификации при повышенных концентрациях необходимых для растения ионов металлов, а также при воздействии токсических концентраций тяжелых металлов

Фосфорное питание растений:

Основные особенности

Растения поглощают из почвы одно- и двузамещенные соли ортофосфорной кислоты:



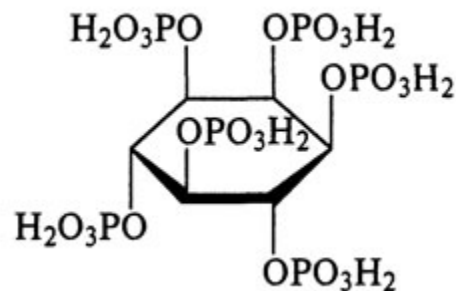
- *Концентрация неорганического фосфата в почвенном растворе очень низка: 1 – 10 мкМ*
- *Самая высокая скорость поглощения при pH=5,0 – 6,0. В этом диапазоне в растворе преобладает моновалентная форма*
- *При поглощении фосфата важную роль играет микориза и корневые выделения*
- *В метаболических реакциях степень окисления фосфора не изменяется. Биохимия фосфора заключается в основном в переносе остатка ортофосфорной кислоты на разные субстраты*

Фосфорное питание растений:

Основные фосфорсодержащие соединения клетки

- 1) ДНК и РНК,
- 2) фосфолипиды,
- 3) фосфорные эфиры (С-О-Р),
- 4) нуклеозид фосфаты АТФ, АДФ, НАДФН,
- 5) P_n и PP_n
- 6) Фосфорилированные белки
- 7) Витамины

Фитиновая кислота – запас фосфора



Метаболизм фосфата

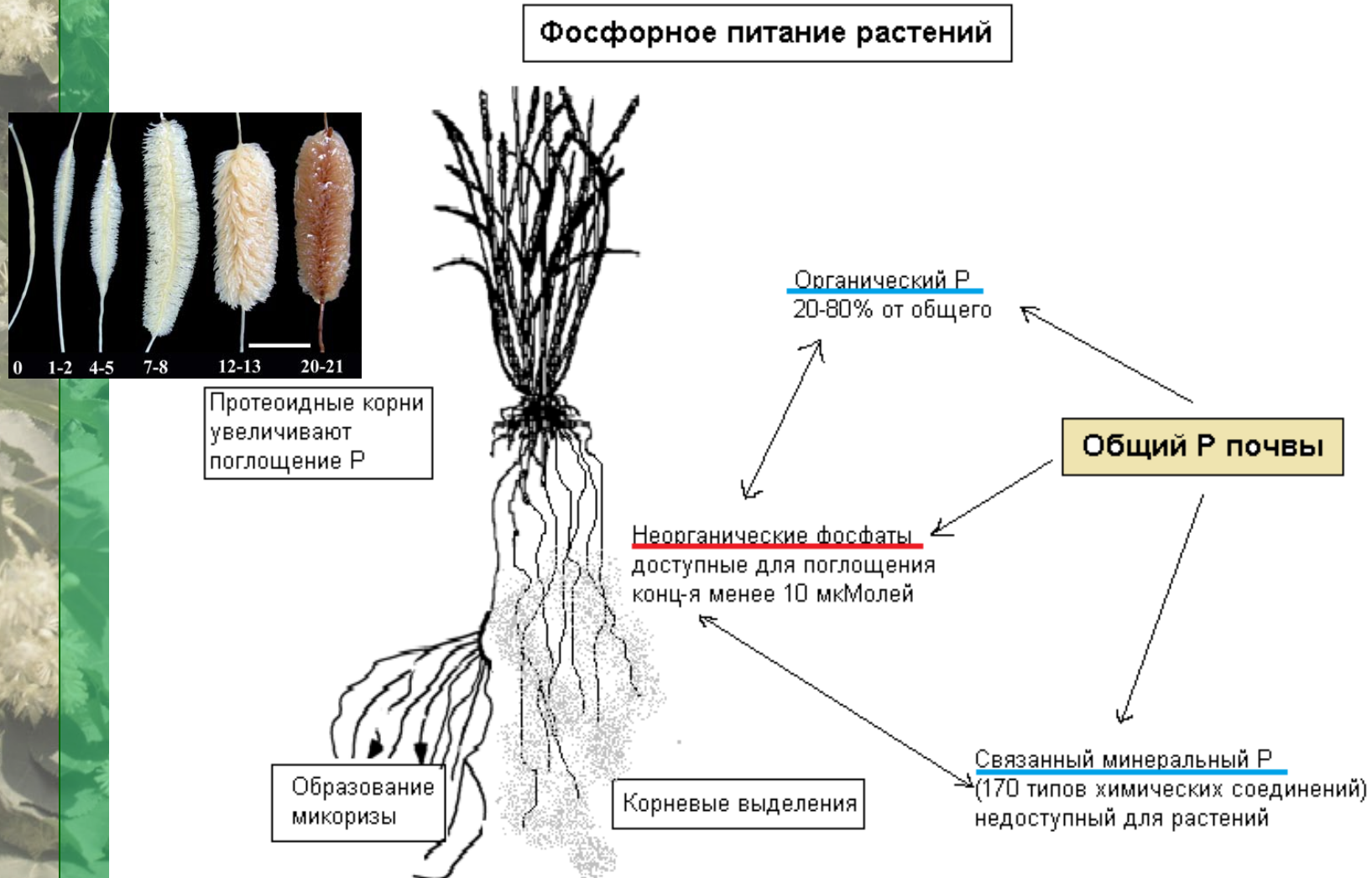
На 1000 атомов Р, вовлеченных в состав АТФ (УТФ):

- 250 уходят на *синтез углеводов*,
- 150 – в *реакции ФС*,
- 60 – на *поддержание пула фосфолипидов*
- 15 – *РНК*
- 1 – *ДНК*
- 15-25 экспортируются



Каждый атом Р поглощенного Фн около 60 раз проходит через АТФ.

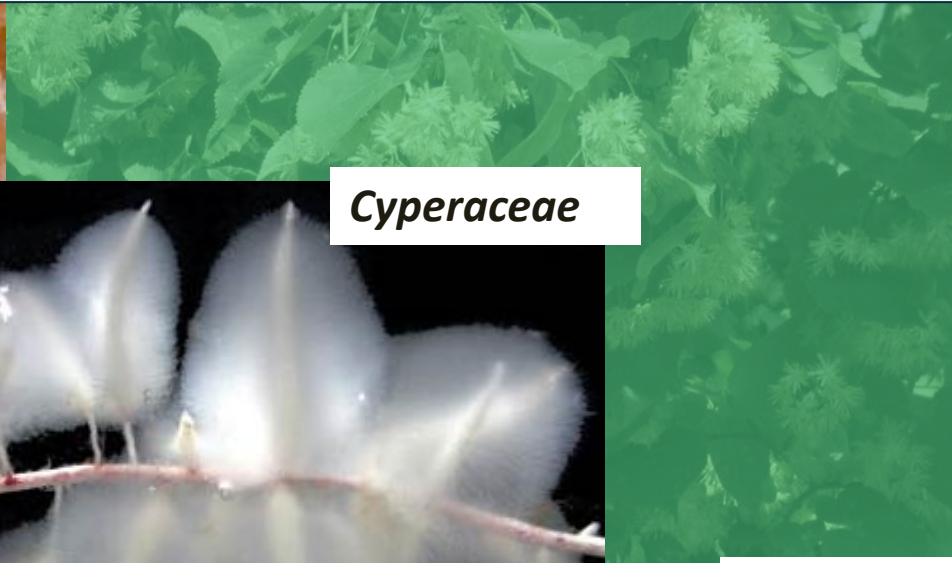
Фосфорное питание растений



Низкие концентрации доступного для растений P_i в почвенном растворе – главный фактор, лимитирующий рост во многих естественных экосистемах.

Фосфорное питание растений: *модификации корней при дефиците фосфата*

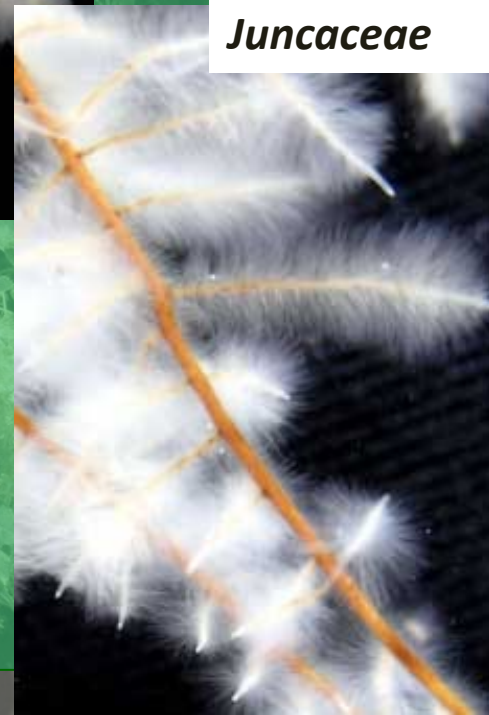
Proteaceae, Fabaceae



Cyperaceae



Juncaceae



Кластерные корни

- формируют плотный «коврик» близко к поверхности почвы, где разлагается различная органика
- многократно увеличивают площадь всасывающей поверхности корня
- поддерживают рост бактерий, высвобождающих фосфат
- выделяют органические кислоты (! Работает ФЕП-карбоксилаза) и слизи, способствующие поглощению фосфата