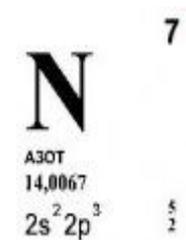


Азотное питание растений

1. Физиологическая роль азота. Влияние недостатка и избытка азота.
2. Формы азота и их доступность для растений.
3. Усвоение молекулярного азота.
4. Питание азотом высших растений.
5. Особенности азотного обмена растений.
6. Растения с уклоняющимся типом азотного питания.

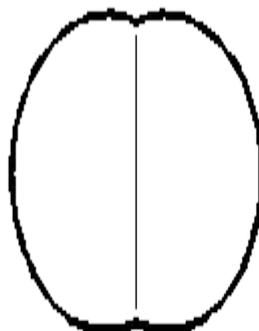
Строение молекулы азота



a



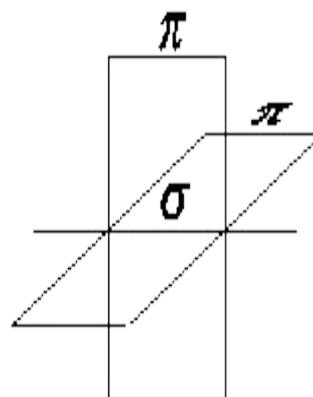
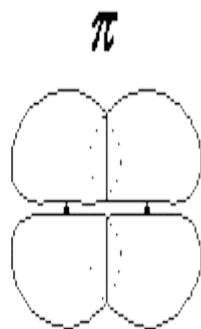
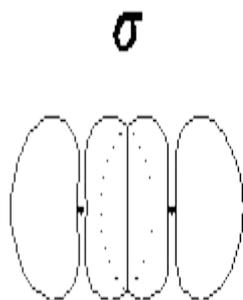
б



в

Открыт в 1772 г. Д.
Резерфордом

В 1787 г. предложен
термин «азот»,
(по греч.
«безжизненный»)



1. Физиологическая роль азота

Входит в состав важных органических веществ:

- **аминокислоты и белки (17 % азота в белке)**
- **нуклеотиды и нуклеиновые кислоты,**
- **АТФ и АДФ,**
- **фосфолипиды, алкалоиды, многие витамины,**
- **фитогормоны (ауксины и цитокинины).**
- **соединения группы порфиринов (хлорофилл, цитохромы, коферменты, в том числе НАД и НАДФ).**

Азот составляет около 1,5% сухой массы растений

Является самым дефицитным элементом питания

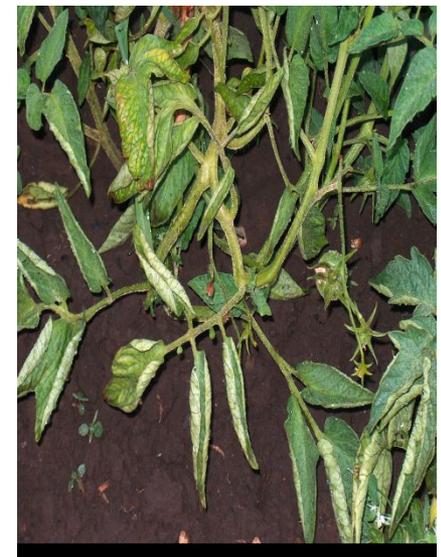
Влияние недостатка азота :

- торможение роста,
- мелколистность,
- ослабление образования боковых побегов у злаков,
- задержка ветвления корней,
- увеличение соотношения корень/побег,
- хлороз листьев (снижение содержания хлорофилла), изменение окраски нижних листьев,
- сокращение периода вегетативного роста,
- раннее созревание семян



Влияние избытка азота:

- чрезмерное развитие вегетативной массы,
- задержка созревания,
- снижение урожая.



2. Формы азота и их доступность для растений

В атмосфере — газообразный азот и пары аммиака.

79% по объему.

Запасы азота в атмосфере 4×10^{15} т,

Столб воздуха над 1 м^2 поверхности содержит 8 т азота

В почве

— неорганический азот (аммиака NH_3 , аммония NH_4^+ , нитратов NO_3^- , нитритов NO_2^-)

— органический (аминокислот, амидов, белка, гумуса и др.) — 99 % общего азота почвы

Запасы азота в литосфере 18×10^{15} т.

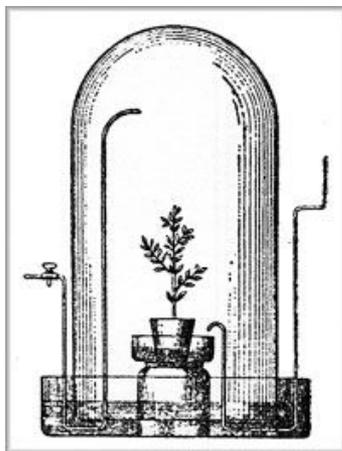
Поглощаемые растениями нитраты и аммоний составляют 0,2-5 % от общего азота почвы.

В 1 га пахотного чернозема в среднем содержится до 200 кг доступного для растений азота

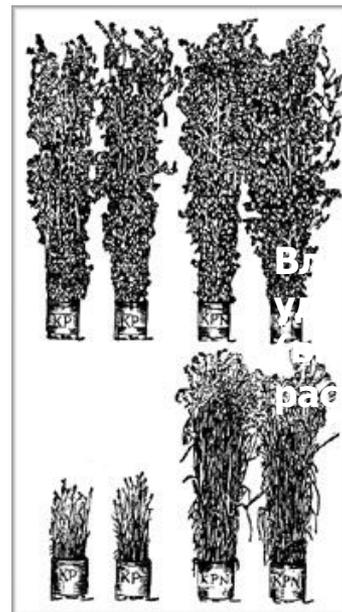
Откуда берут растения азот – из почвы или атмосферы?



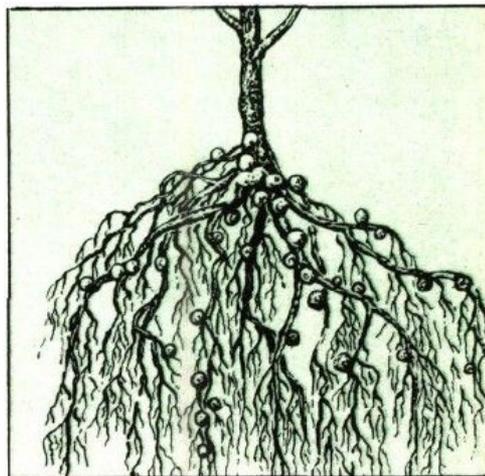
**Ж. Б. Буссенго
(1802–1887)**



Установка Ж.Б.Буссенго для изучения способности растений усваивать атмосферный азот

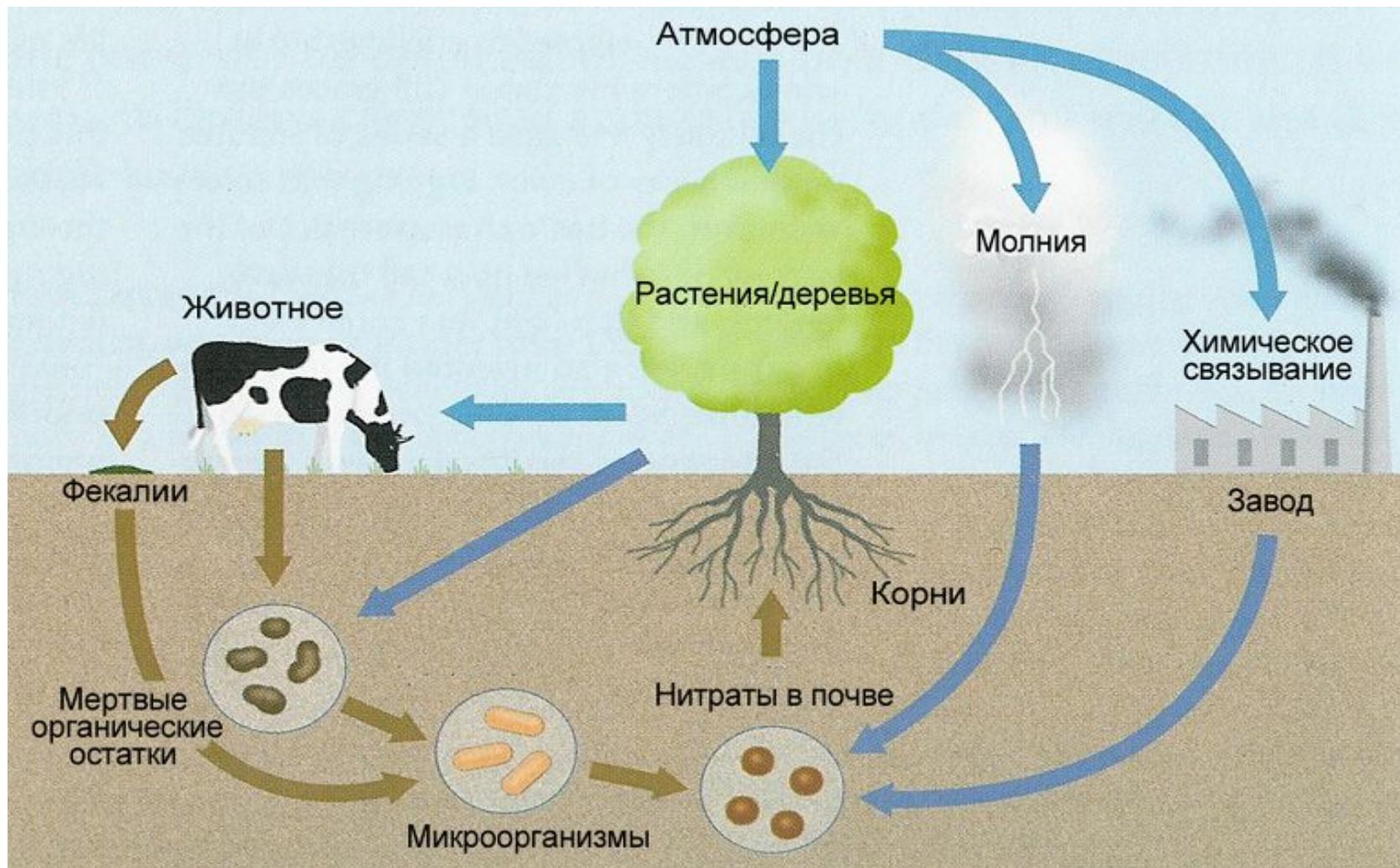


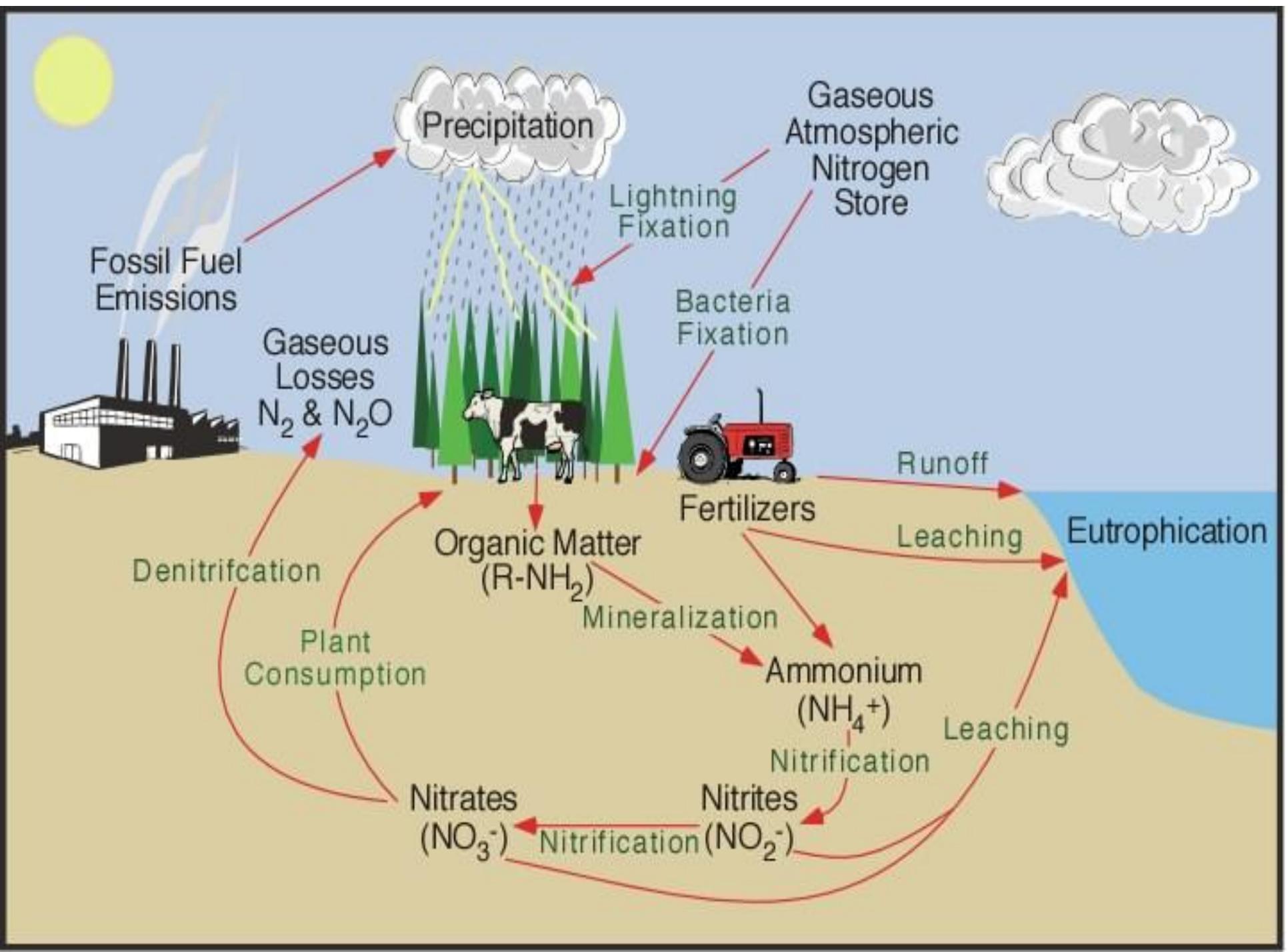
**Герман Гельригель
(1831 – 1895)**



ШУЛОВ Иван Семенович

Круговорот азота в природе





4. Усвоение молекулярного азота

4.1. Пути связывания молекулярного азота.



Фиксация:

Химическая

Промышленная

Биологическая



Карл Бош
(1874–1940)



Фриц Габер
(1868–1934)

Ф. Габер лауреат
Нобелевской премии по
химии 1918 г. за
создание процесса
производства аммиака.

К. Бош лауреат
Нобелевской премии по
химии 1931 г. за
развитие методов
высокого давления в
химии.

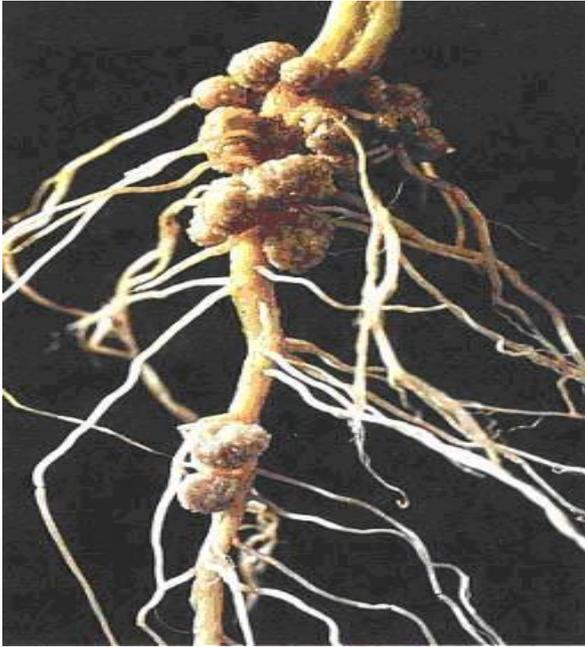
4.2. Характеристика азотфиксаторов

Симбиотические — микроорганизмы, которые усваивают азот атмосферы, находясь в симбиозе с высшим растением.

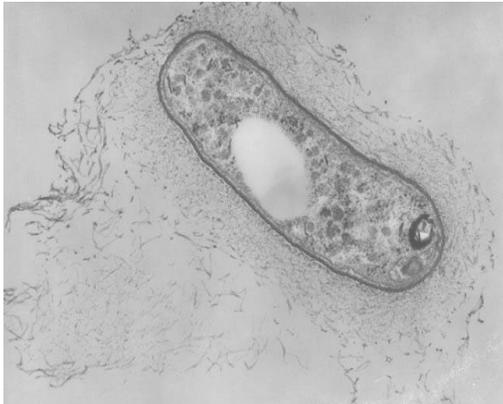
Несимбиотические — микроорганизмы, свободно живущие в почве и усваивающие азот воздуха.

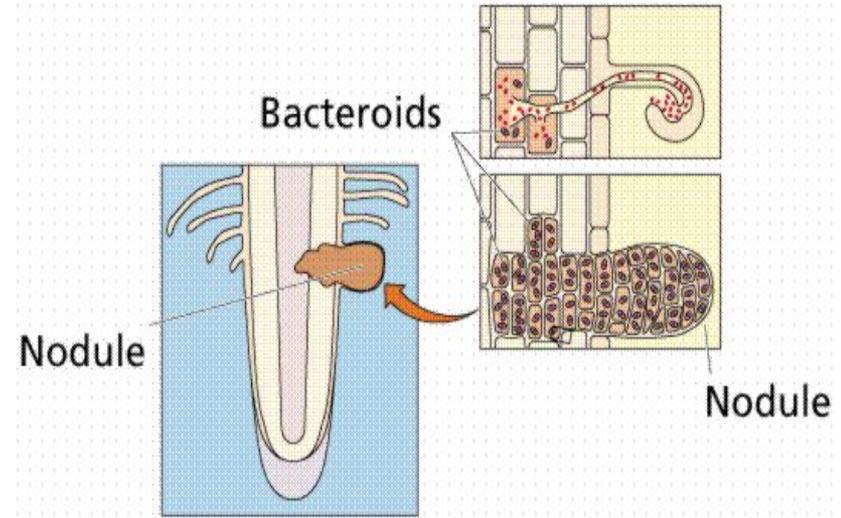
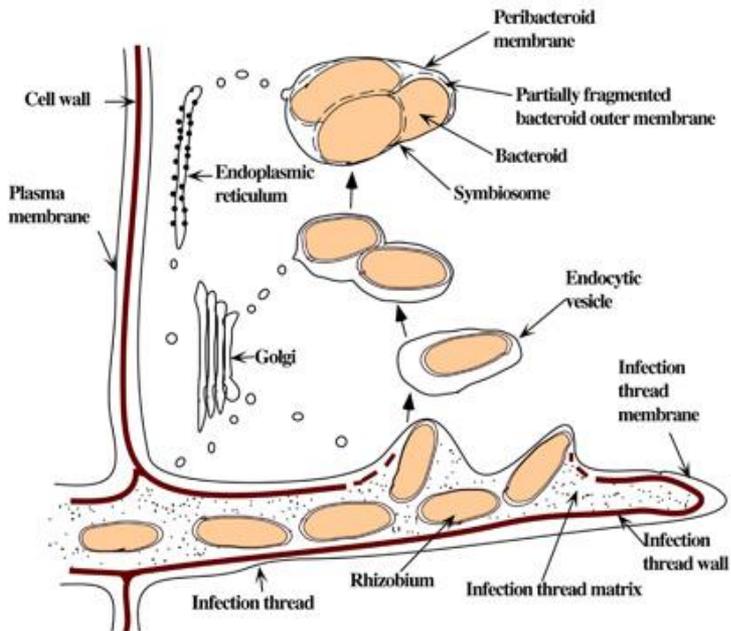
Ассоциативные — микроорганизмы, обитающие на поверхности корневой системы злаков, т.е. живущие в ассоциации с растением.

Симбиотические азотфиксаторы



- бактерии рода *Rhizobium* – симбиоз с бобовыми растениями (*R. lupini*, *R. trifolii*)
- цианобактерии – симбиоз с голосеменными и папоротниками (азолла)
- актиномицеты – симбиоз с небобовыми цветковыми растениями (ольха, облепиха, лох) р. *Frankia*





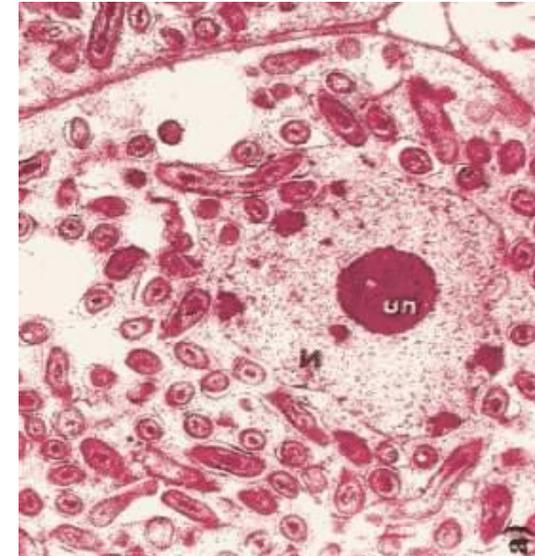
Специфические корневые выделения бобовых растений → клубеньковые бактерии скапливаются вокруг корневых волосков, которые при этом скручиваются (хемотаксис) → локальное разрушение КС ферментами партнеров формирующегося симбиоза → проникновение бактерии в паренхиму корня (корневой волосок) в виде сплошного тяжа (т.н. инфекционные нити), состоящего из соединенных слизью бесчисленных бактерий → деление клеток перicycle (роль ауксина в разрастании).



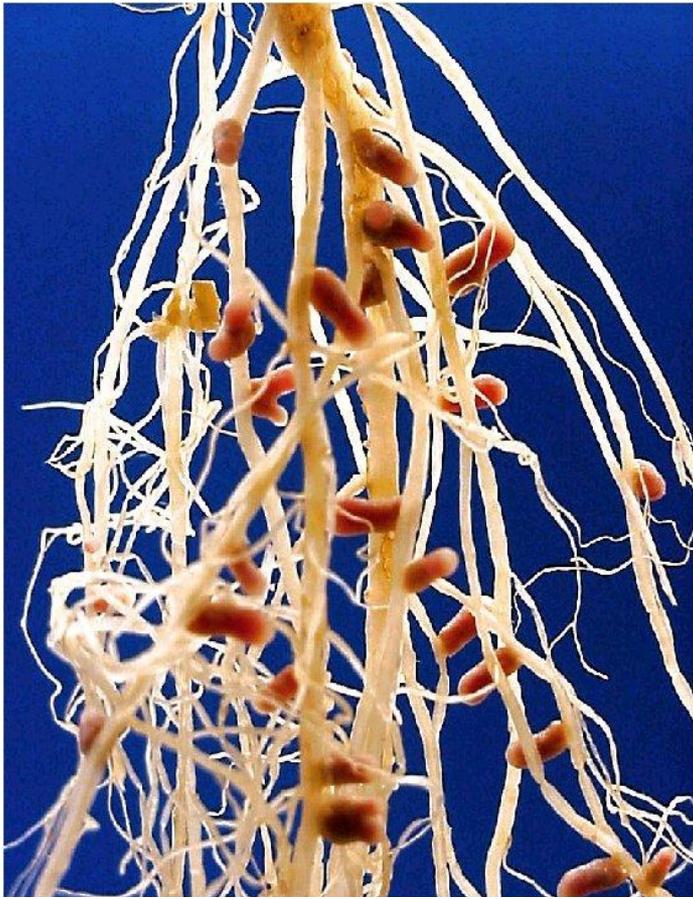
Леггемоглобин

Пигмент, сходный с гемоглобином
(16 КДа, гем)

- Придает ткани клубеньков, заполненной бактериями, розовую окраску.
- Пигмент связывает кислород воздуха и принимает непосредственное участие в усвоении азота.
- При отсутствии леггемоглобина азот не усваивается.
- Синтезируется клетками растения-хозяина (гем – в бактериоиде). Информация об образовании леггемоглобина содержится в ДНК ядра клетки высшего растения.
- Образуется после заражения



Гены растений, кодирующие образование клубеньков – *nod-GENE* (нодулин-гены). *Nodulation* - клубенькообразование
Скопление бактерий вокруг корня вызывает выделение веществ, которые активируют т.н. нодулин-белок, индуцирующий транскрипцию нодулин-генов.
Бактериальные гены, которые кодируют белки, необходимые для фиксации N_2 , называются *nif* и *fix* генами

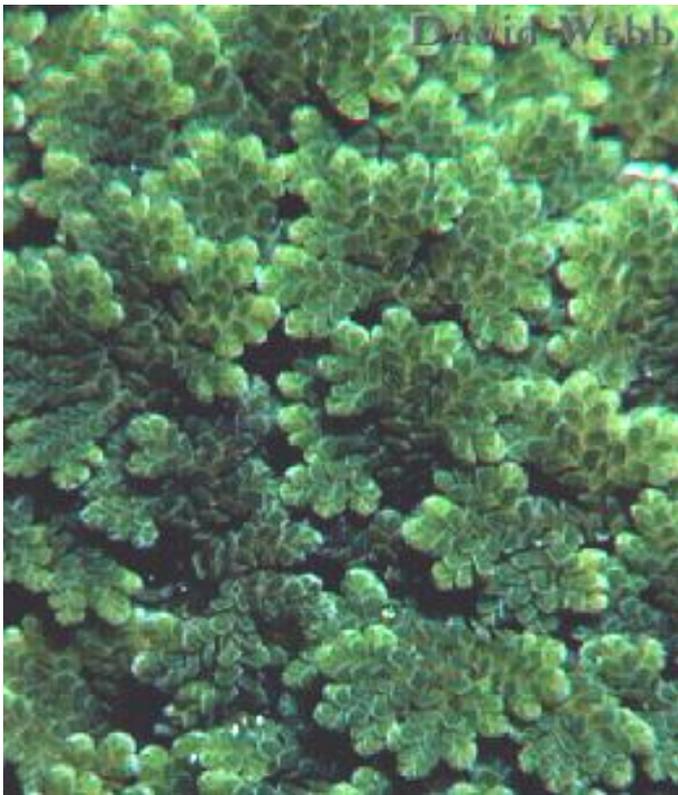


**Люцерна 500-600,
клевер 250-300,
люпин 150,
горох, фасоль 50-60**

Часть азотистых соединений из корней бобовых растений диффундирует в почву, обогащая ее азотом.

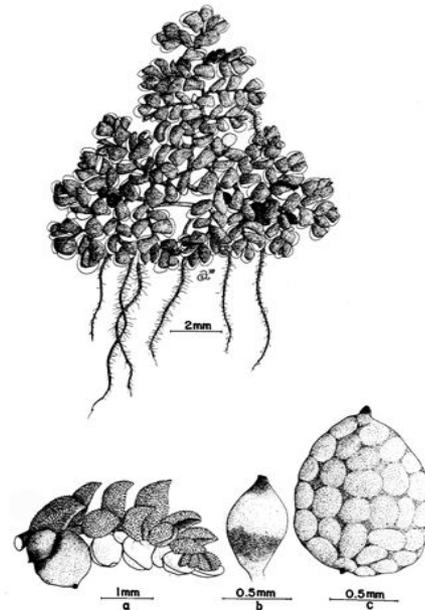
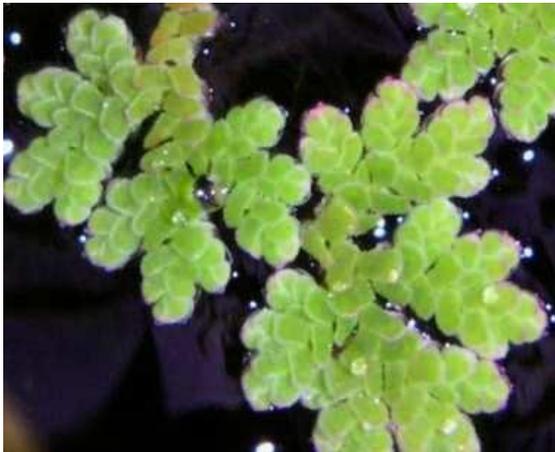
Высев бобовых растений ведет к повышению плодородия почвы.

Гектар бобовых растений в симбиозе с бактериями может перевести в связанное состояние от 100 до 400 кг азота за год.



Азолла (*Azolla*) - маленький водный папоротник. Находится в симбиотических отношениях с азотфиксирующими цианобактериями.

Азолла способна фиксировать до 0,5 кг азота на га в сутки

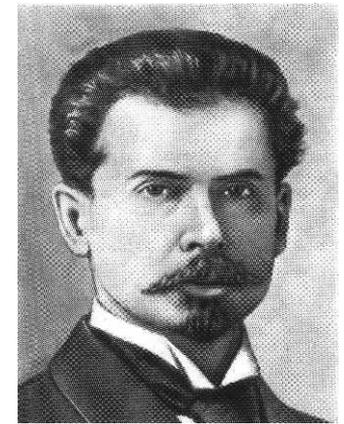
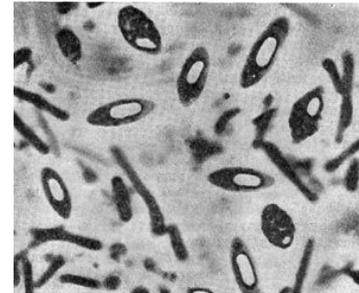


Свободноживущие азотфиксаторы

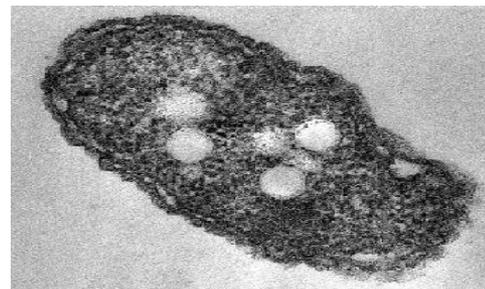
В 1893 г. С.Н. Виноградский выделил анаэробную бактерию *Clostridium pasteurianum*.

В 1901 г. М. Бейеринк выделил аэробные бактерии — *Azotobacter chroococum*, *A. agile*.

Другие СЖА: цианобактерии, клебсиеллы, бациллы и т.д.

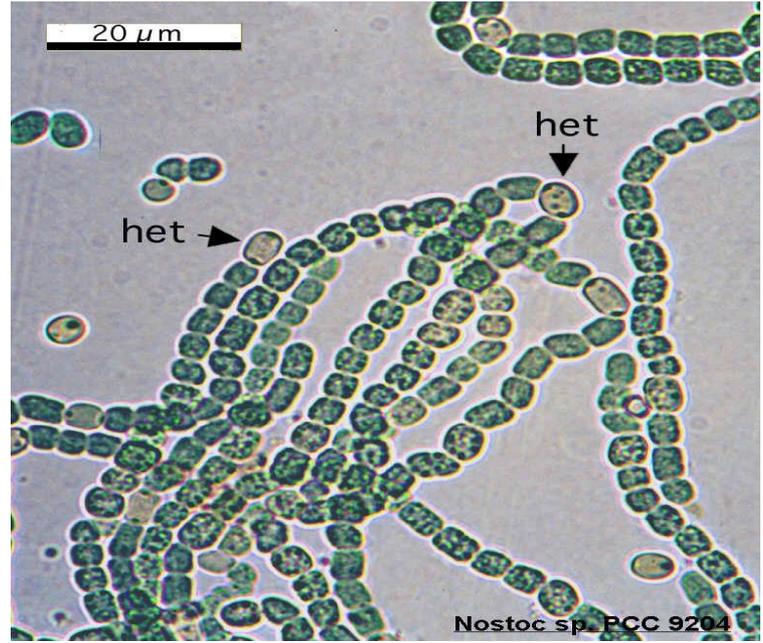
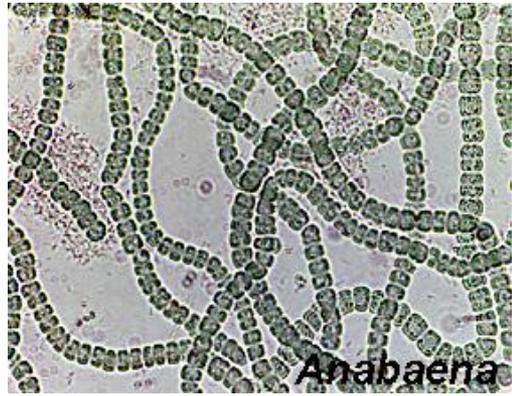
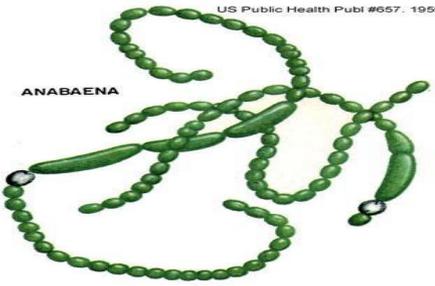


**ВИНОГРАДСКИЙ
СЕРГЕЙ НИКОЛАЕВИЧ**
1856 -1953,
микробиолог,
бактериолог



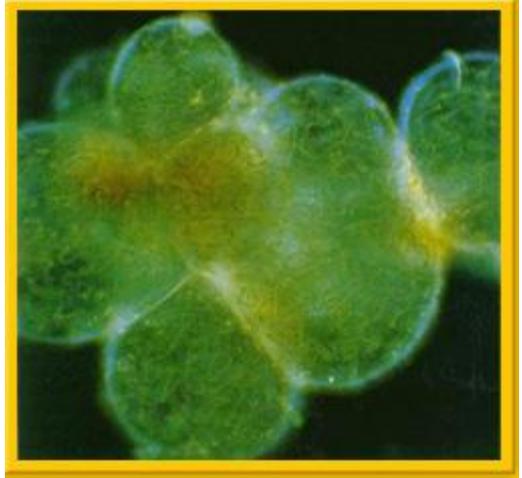
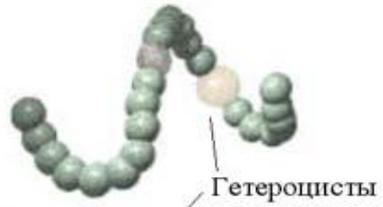
БЕЙЕРИНК Мартин Виллем
1851-1931
голландский ботаник и
микробиолог

Azotobacter усваивает в среднем
около 1 г азота на 1 м² в год.



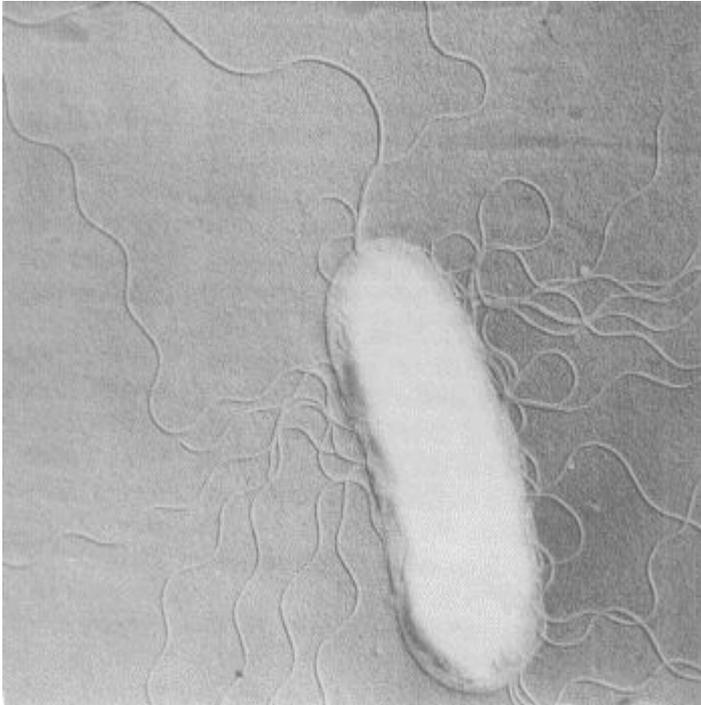
Цианобактерия
Anabaena

- единственный организм,
способный одновременно и
к фотосинтезу, и к фиксации
азота



Nostoc

Ассоциативные азотфиксаторы



Azospirillum

Обнаружены в 70-80-х гг. 20 века в лаборатории Дж. Доберейнер в Бразилии (1976).

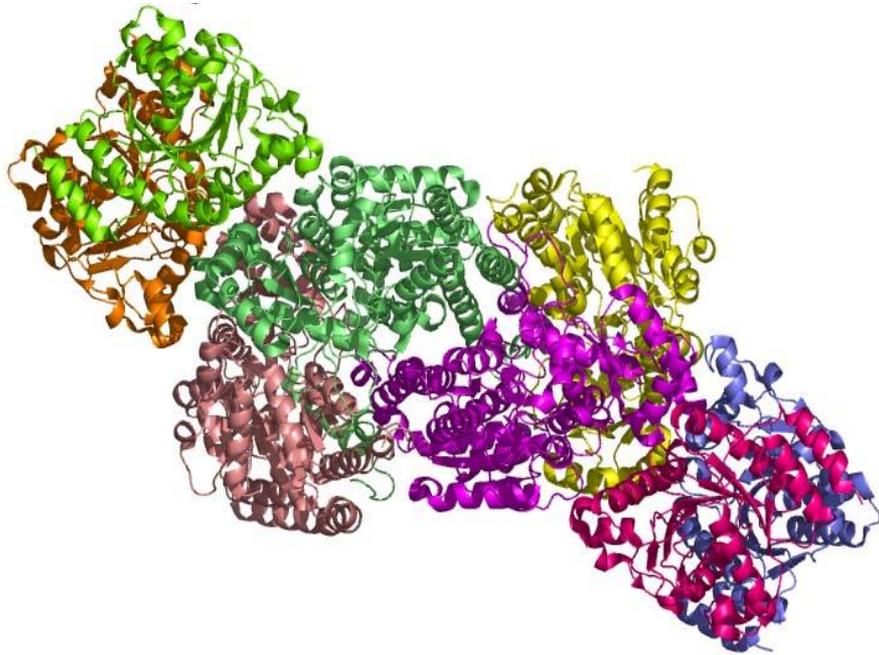
Сходство с симбиотическими организмами в последовательности взаимоотношений с растением-хозяином: хемотаксическое узнавание, лектин-углеводное узнавание и этап установления прочных связей. Отсутствует образование клубеньков. Азоспириллы легко инфицируют корневую систему злаков и других растений.

Условия фиксации азота



- 1) Фермент нитрогеназа.
- 2) Источники водорода и электрона - ЭТЦ дыхания $N_2 + 6e^- + 2H^+ \rightarrow 2NH_3$
- 3) АТФ как источник энергии (12 до 25-35)
- 4) Леггемоглобин – поддержание концентрации O_2
- 5) Макроэлементы и микроэлементы: Fe, Mo, Si и Co.

Нитрогеназа - мультиферментный комплекс



Состоит из двух компонентов:
MoFe-белок и Fe-белок.

MoFe-белок (200-250 КДа)
содержит Mo, Fe, S.

Осуществляет связывание и
восстановление азота.

Fe-белок (50-70 КДа) содержит
Fe и S (Fe_4S_4). Участвует в
транспорте электронов от
доноров (ферредоксин) на
MoFe-белок.

**Нитрогеназа – фермент с низкой субстратной
специфичностью,
восстанавливает другие соединения с тройной связью:
цианиды, ацетилен, азиды и др.**

5. Питание азотом высших растений.

Основные источники азотного питания для растений - нитраты и аммиак.

5.1. Восстановление нитратов.

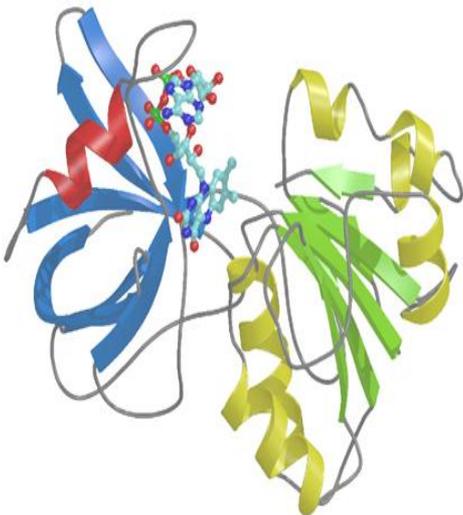
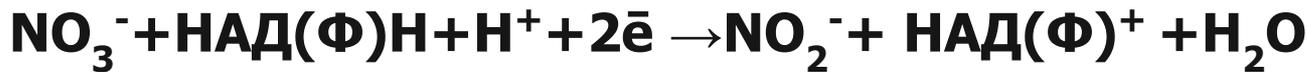


5.2. Превращения аммиака в клетках растений и микроорганизмов.

Восстановление нитратов



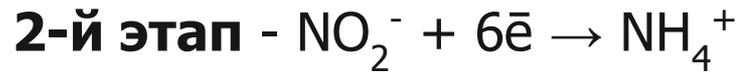
- протекает в цитозоле,
- катализируется ферментом нитратредуктазой (НР),
- донор электронов НАДФ⁺ (водоросли, грибы) или НАД⁺ (у высших растений).



Нитратредуктаза

- фермент с молекулярной массой 200-270 КДа,
- Металлофлавопротеид, содержит гем, молибден, флавинадениндинуклеотид (ФАД).
- НР - индуцибельный фермент, новообразование вызывается присутствием в среде нитратов.
- активность фермента снижается при низкой освещенности, дефиците Fe и Mo, а при освещении синим светом стимулируется.

Восстановление нитратов



- протекает в хлоропластах листьев или пропластидах корней.
- катализируется ферментом нитритредуктазой (НИР): фермент с Mr 60-70 КДа, простетическая группа (гем).
- донор электронов в листьях - восстановленный ферредоксин, который образуется при функционировании на свету ФС I.
- активность НИР в 5-20 раз выше, чем НР
- передвижение нитритов в хлоропласты стимулируется Са.

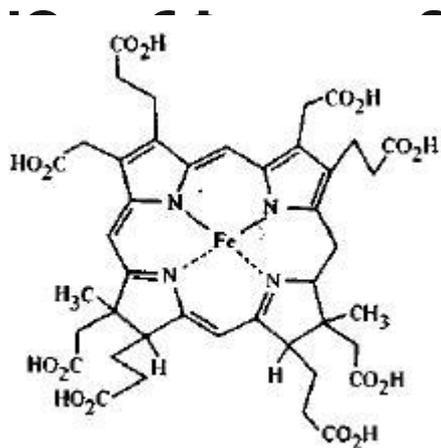


Рис. 1.6. Сирогем

Восстановление нитратов происходит:

- в корнях (черника, клюква, древесные)
- в листьях (дурнишник, сахарная свекла, хлопчатник)
- в корнях и листьях (хлебные злаки, кукуруза, фасоли, овощные культуры).

Восстановление нитратов зависит от:

- дыхания корней
- фотосинтеза
- интенсивности света
- качества света

Преобразования аммиака

Аминирование:

1) Прямое восстановительное

Орг.кислота + NH₃ → иминокислота → аминокислота

ПВК + NH₄⁺ + НАДН+Н⁺ → α-аланин + Н₂О + НАД⁺

α-КГК + NH₄⁺ + НАДН+Н⁺ → глутаминовая кислота + Н₂О + НАД⁺

ЩУК + NH₄⁺ + НАДН+Н⁺ → аспарагиновая кислота + Н₂О + НАД⁺

Фермент **глутаматдегидрогеназа** (аспартатдегидрогеназа) с активной группой НАД. Фермент локализован в митохондриях (обычно), в цитозоле и хлоропластах.

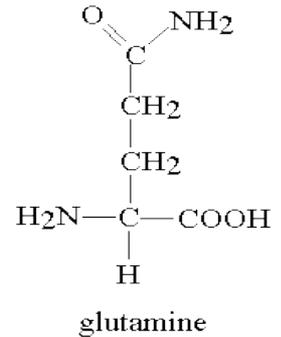
2) Прямое аминирование

фумаровая кислота + NH₃ → аспарагиновая кислота

Фермент аспартат-аммиак-лиаза (**аспартаза**):

Синтез аспарагиновой кислоты стимулируется светом и локализован главным образом в хлоропластах.

Образование амидов

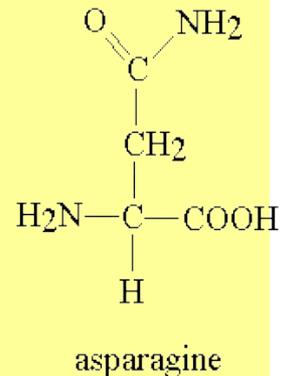


глутаминовая кислота + NH_4^+ + АТФ → глутамин + АДФ + P_H

аспарагиновая кислота + NH_4^+ + АТФ → аспарагин + АДФ + P_H

Амидная группировка предохраняет глутаминовую и аспарагиновую кислоты от отщепления аммиака при окислительном дезаминировании.

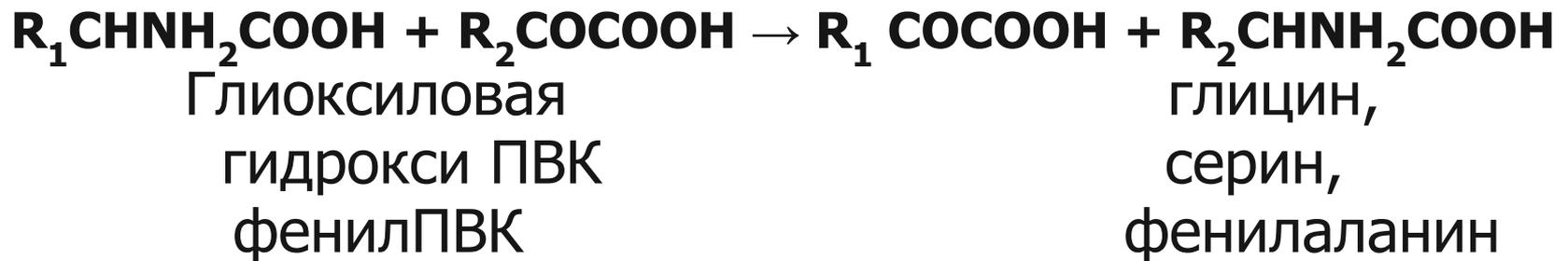
АТФ и присутствие Mg^{+2} .
фермент глутаминсинтетаза



На активность фермента влияет присутствие Mg^{+2} , Mn^{+2} , Co^{+2} , Ca^{+2} .
Фермент обнаружен в цитозоле, но может находиться в хлоропластах.

Реакции переаминирования

Открыты в 1937 г. А. Е. Браунштейном и М. Г. Крицман.



Реакции катализируются ферментами аминотрансферазами и идут при участии кофермента пиридоксальфосфата (производное витамина B₆):

Условия образования амидов

- Возраст растений: чем моложе растение (орган, клетка), тем больше его способность к образованию амидов.
- Обеспеченность углеводами. При недостатке углеводов или ослаблении дыхания, амиды не образуются и накапливается аммиак. В результате может наступить отравление растений.

Роль амидов в растении:

- форма обезвреживания аммиака и запасания азота,
- транспортная форма азотистых соединений, обеспечивающая их передвижение между органами,
- стимулируют синтез белка
- амиды и их предшественники (глутаминовая и аспарагиновая кислоты) являются материалом для построения аминокислот.

Аспарагин — регрессивная ветвь азотного обмена

(обезвреживание аммиака на пути распада белка)

Глутамин — прогрессивная ветвь азотного обмена

(обезвреживание аммиака на пути синтеза белка).

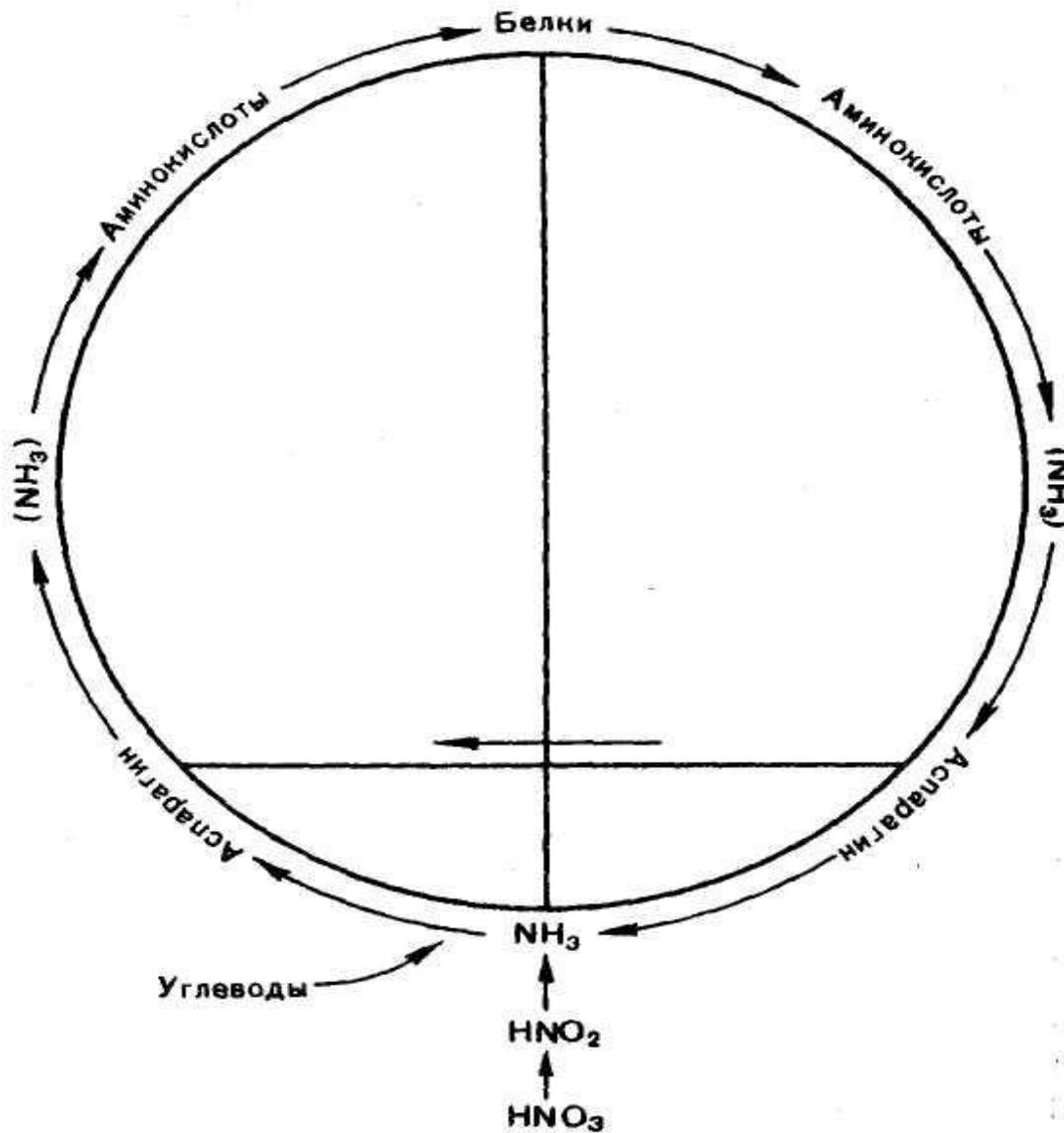
Прянишников Дмитрий Николаевич (1865—1948)



Агрохимик, биохимик и физиолог растений, академик АН СССР, академик ВАСХНИЛ. Окончил Московский университет (1887) и Петровскую земледельческую и лесную академию (ныне — Московская с.-х. академия им. К. А. Тимирязева). Ученик и преемник К.А. Тимирязева. С 1895 г. и до конца жизни заведующий кафедрой агрохимии МСХА.

Основные труды в области питания растений и применения удобрений. В 1916 г. сформулировал теорию азотного питания растений, ставшую классической; дал схему превращения азотсодержащих веществ в растениях, разъяснил роль аспарагина в растительном организме.

Усовершенствовал методы изучения питания растений, анализа растений и почв, вегетационного опыта.



Превращение азота –
циклический процесс.

Единство
противоположных
процессов
распада и синтеза
белка.

Двойное происхождение
аминокислот растений.

Аммиак – альфа и омега
азотного обмена
растений.

Цикл Д.Н. Прянишникова

Особенности азотного обмена растений

- Автотрофность
- Способность синтезировать все аминокислоты из неорганических соединений. Незаменимые аминокислоты валин, лейцин, изолейцин, триптофан, метионин, лизин, аргинин, фенилаланин, гистидин
- Накопление нитратов в тканях
- Образование амидов.
- Аммиак – начальный и конечный этап азотного обмена растений
- Реутилизация азота

Растения с уклоняющимся типом азотного питания

- Насекомоядные растения
- Паразиты
- Полупаразиты
- Микотрофный тип питания

