

Физиология растений



Демидчик
Вадим
Викторович



Системы, которые создают корневое давление и ответственны за поднятие корневого водного раствора (пасоки) вверх по сосудам ксилемы, называют **НИЖНИМ КОНЦЕВЫМ ДВИГАТЕЛЕМ**.

Корневое давление можно измерить, если надетую на перерезанный стебель трубку соединить с манометром. В оптимальных условиях она составляет 2–3 бара.

Количество выделенной пасоки, может отражать поглотительную способность корней.

Начальный восходящий водный ток (корневое давление) обеспечивается живыми клетками, прилегающими к нижнему концу проводящей системы растений – это клетки паренхимы корней – часто эти клетки считают «нижним концевым двигателем».

Верхний концевой двигатель –

системы, обеспечивающие присасывающую силу листьев вследствие испарения воды через устьица и снижения водного потенциала листа.

Атмосфера обычно *недонасыщена* водяными парами, поэтому имеет *отрицательный водный потенциал*.

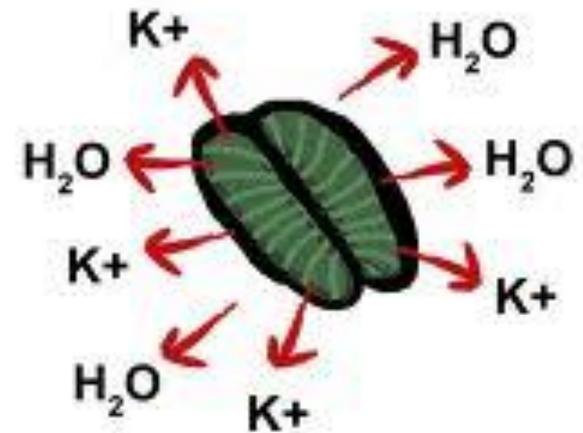
При относительной влажности воздуха 90 % он составляет 140 бар.

У большинства растений водный потенциал листьев колеблется от 1 до 30 бар.

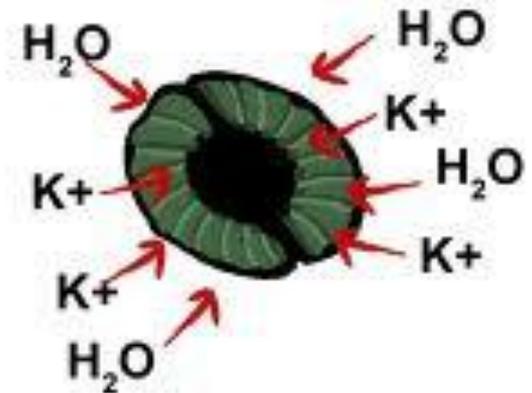
По причине большой разности водных потенциалов происходит транспирация.

Уменьшение количества воды в паренхимной клетке листа вызывает снижение активности воды в ней и уменьшение водного потенциала.

Закрытые устьица



Открытые устьица



Воздух

$\Psi = -100.0 \text{ Мра}$

Лист (межклетник)

$\Psi = -7.0 \text{ Мра}$

Лист (кл. стенка)

$\Psi = -1.0 \text{ Мра}$

Ксилема ствола

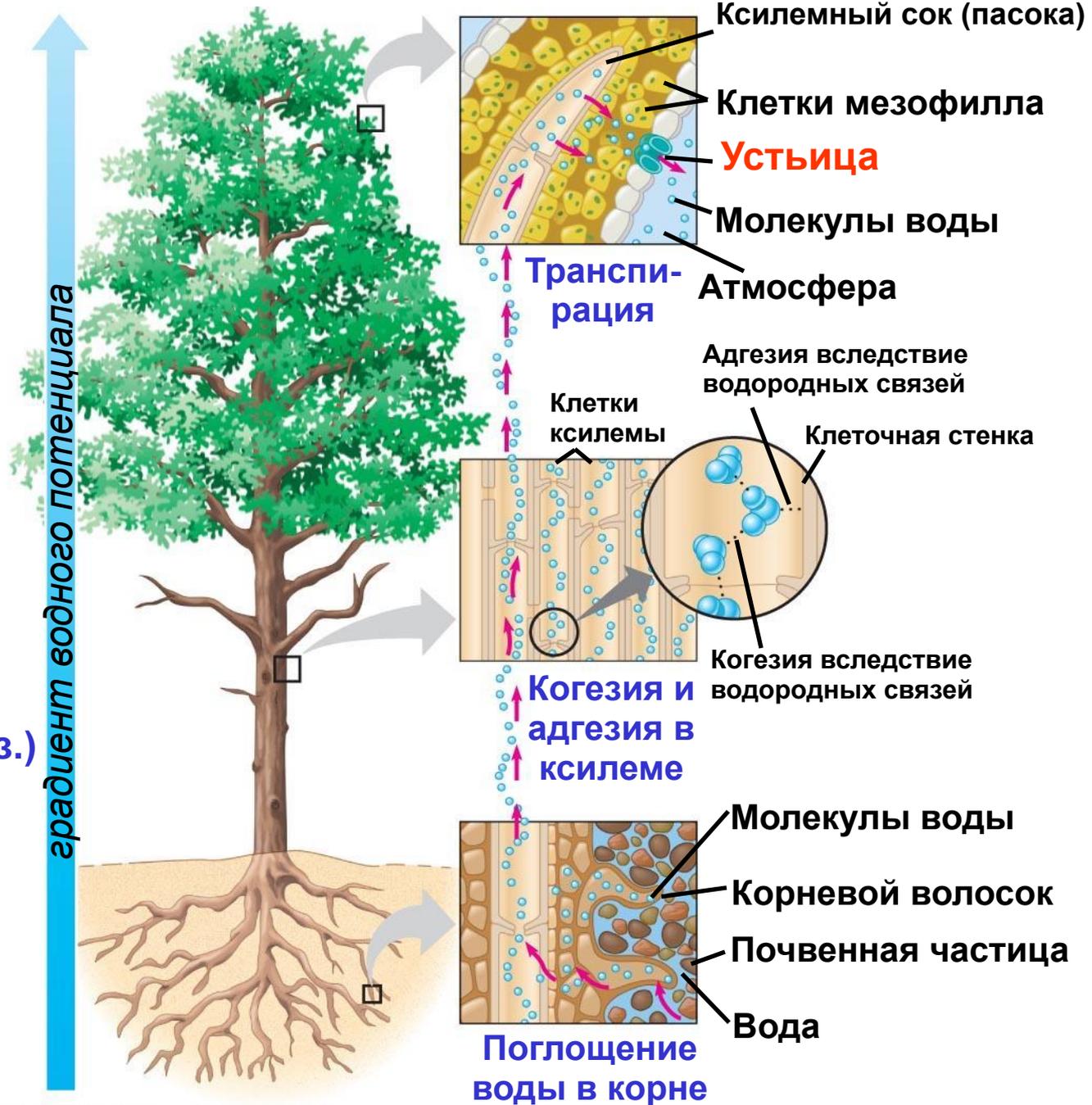
$\Psi = -0.8 \text{ Мра}$

Ксилема ствола (подз.)

$\Psi = -0.6 \text{ Мра}$

Почва

$\Psi = -0.3 \text{ Мра}$



Минеральное питание растений

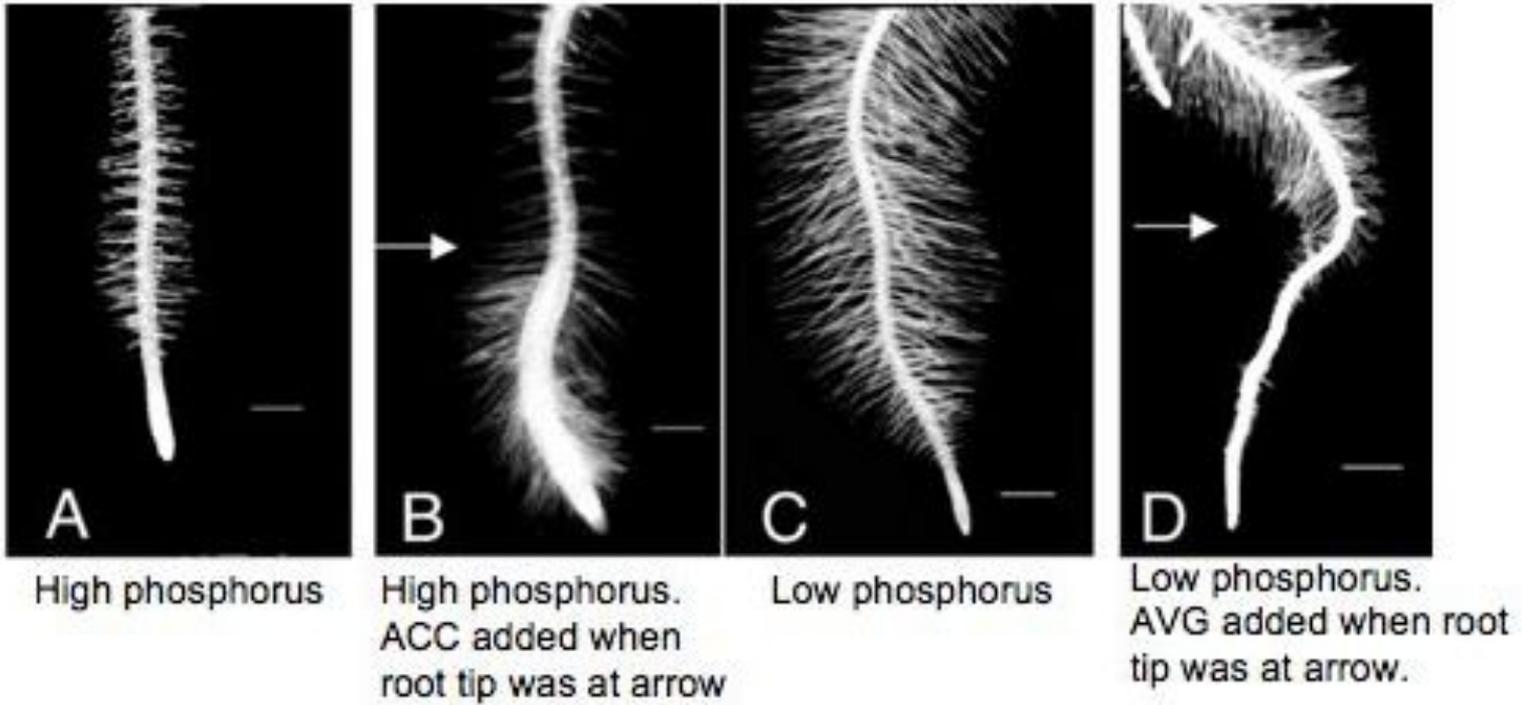
Классификация элементов минерального питания и их функции в растении



Насколько важно минеральное питания?

Морфология и урожайность растения напрямую зависят от доступности элементов минерального питания.

Arabidopsis root hair length and density are regulated by phosphorus



From Zhang et al, 2003, J. Exp. Bot.

Концентрация минеральных веществ в самих растениях в большинстве случаев мало связана с их концентрацией в среде.

В растениях калия больше в 5–20 раз, чем натрия, тогда как в среде, как правило, больше Na^+ .

Многие элементы, содержащиеся в окружающей среде в низких концентрациях, могут накапливаться в растениях в значительном количестве.

Эта способность растений характеризуется **коэффициентом накопления (N):**

$$N = \frac{\text{Концентрация элемента в растении}}{\text{Концентрация элемента в среде}}$$

Минеральные элементы можно подразделить на след. группы:

- незаменимые для всех растений;
- незаменимые только для определенных групп (например, галофиты)
- сопутствующие или трэйс (trace)- элементы

Коэффициенты накопления минеральных элементов (включая trace-элементы) некоторыми растениями

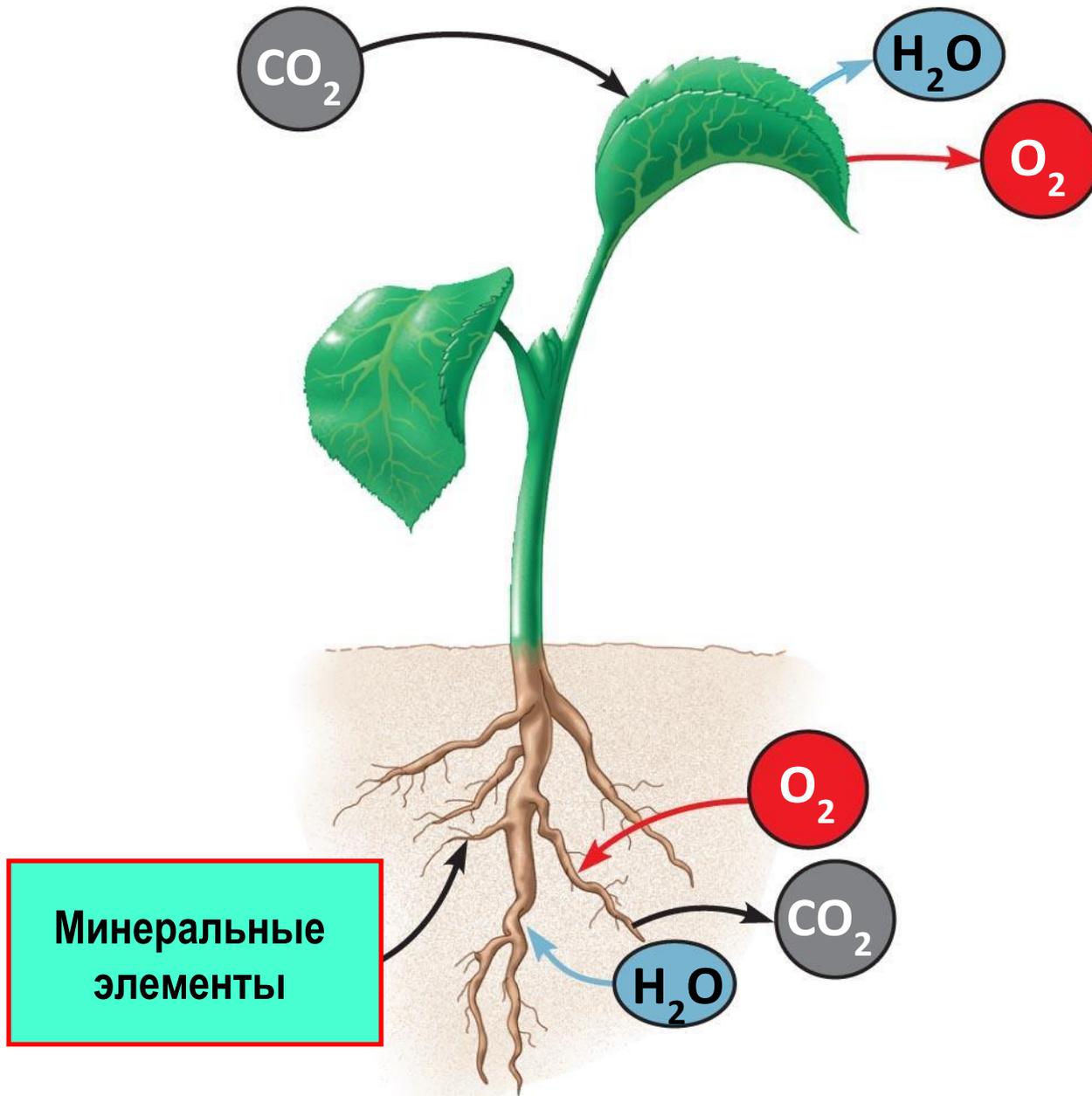
Элемент	Кладофора	Низшие растения	Элодея	Высшие растения	Общее среднее
Фосфор	76750	53900	4400	6500	23735
Кальций	330	185	500	330	290
Кобальт	8750	39000	3490	6355	19975
Цинк	6110	13470	3110	7350	9020
Рубидий	2280	1825	500	1135	1460
Стронций	1910	620	805	430	465
Цирконий	32300	20450	3600	5080	10195
Иттрий	119625	31400	2120	6535	14400
Цезий	1230	810	285	475	565
Церий	35600	26500	5300	7035	12075

Концентрация питательных элементов в растительном материале при достаточном уровне обеспеченности

Элемент	Концентрация в сухом веществе		Атомная масса
	Мкмоль	%	
Молибден	0,001	10^{-5}	95,95
Медь	0,10	$6 \cdot 10^{-4}$	63,54
Цинк	0,30	$2 \cdot 10^{-3}$	65,38
Марганец	1,0	$5 \cdot 10^{-3}$	54,94
Железо	2,0	10^{-2}	55,85
Бор	2,0	$2 \cdot 10^{-3}$	10,82
Хлор	3,0	10^{-2}	35,46
Сера	30	10^{-1}	32,07
Фосфор	60	$2 \cdot 10^{-1}$	30,98
Магний	80	$2 \cdot 10^{-1}$	24,32
Кальций	125	$5 \cdot 10^{-1}$	40,08
Калий	250	1	39,10
Азот	1000	1,5	14,01
Кислород	30 000	4,5	16,00
Углерод	40 000	4,5	12,01
Водород	60 000	6	1,01

Макро и микроэлементы минерального питания.





Макроэлементы.

более 0.1%
(содержание 1-20 г кг⁻¹ сухого веса)

Неминеральные элементы питания: **H**,
O, & **C**

Они критически важны для первичного биосинтеза органических соединений.

Макроэлементы.

более 0.1%

(содержание 1-20 г кг⁻¹ сухого веса)

Первичные и вторичные минеральные макроэлементы:

Первичные – N, P & K; они первыми утрачиваются почвой, поскольку растения поглощают в наибольших количествах для поддержания метаболизма, биосинтеза органических соединений, роста и развития.

Удобрение ими имеет первостепенное

Макроэлементы.

более 0.1%

(содержание 1-20 г кг⁻¹ сухого веса)

Первичные и вторичные минеральные макроэлементы:

Вторичные – Ca, Mg & S

Почва обычно содержит достаточно этих элементов, поэтому удобрение часто не требуется. Большие количества Ca и Mg добавляются с известью при борьбе с повышенной кислотностью почв.

Макроэлементы.

более 0.1%

(содержание 1-20 г кг⁻¹ сухого веса)

Органогены: Н, О, С & N

95-98% веса растения.

Другие макроэлементы: Р, К, Са, Mg & S

Важнейшие незаменимые компоненты

большинства органических

соединений, ключевые компоненты

клеточных структур.

Важность of P, K, Ca, Mg & S

K⁺ - основной осмотик, ответственен за генерацию и поддержание разности электрических потенциалов на плазматической мембране клетки (когда K⁺ «выходит» через K⁺-каналы, происходит генерация отрицательного заряда на внутренней стороне мембраны), главный неспецифический активатор ферментов цитоплазмы, ингибитор гидролитических ферментов и реакций программируемой клеточной смерти.

Ca²⁺ - главный сигнальный агент растительной клетки, ответственен за образование гелевых структур клетки в результате реакций с полисахаридами, ключевой структурный и регуляторный элемент, связывающийся нековалентно в белках, липидах и полисахаридах.

Важность of P, K, Ca, Mg & S

Ca²⁺ - главный сигнальный агент растительной клетки, ответственен за образование гелевых структур клетки в результате реакций с полисахаридами, ключевой структурный и регуляторный элемент, связывающийся нековалентно в белках, липидах и полисахаридах.

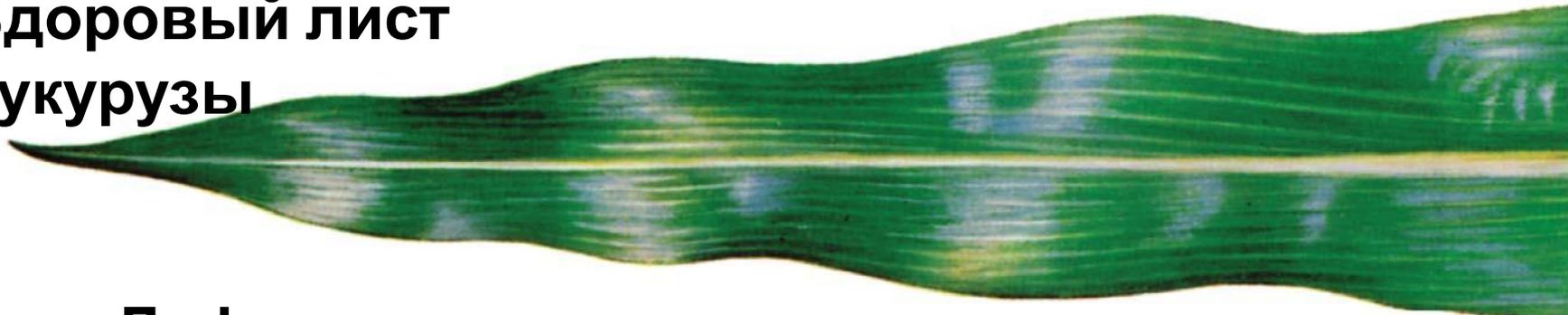
Важность of P, K, Ca, Mg & S

Mg²⁺ - важнейший активатор ферментов и кофактор в молекуле хлорофилла, структурный элемент (наподобие кальция) в клеточной стенке.

S (SO₄²⁺) – компонент некоторых аминокислот и липидов (поэтому иногда относят к органигенам), ключевой компонент редокс-систем, регулирующий большинство редокс-реакций растительной клетки.

P (PO₄³⁺) – компонент важнейших липидов (фосфолипидов) и «энергетических» молекул клетки, таких как АТФ, НАДФН, НАДФ.

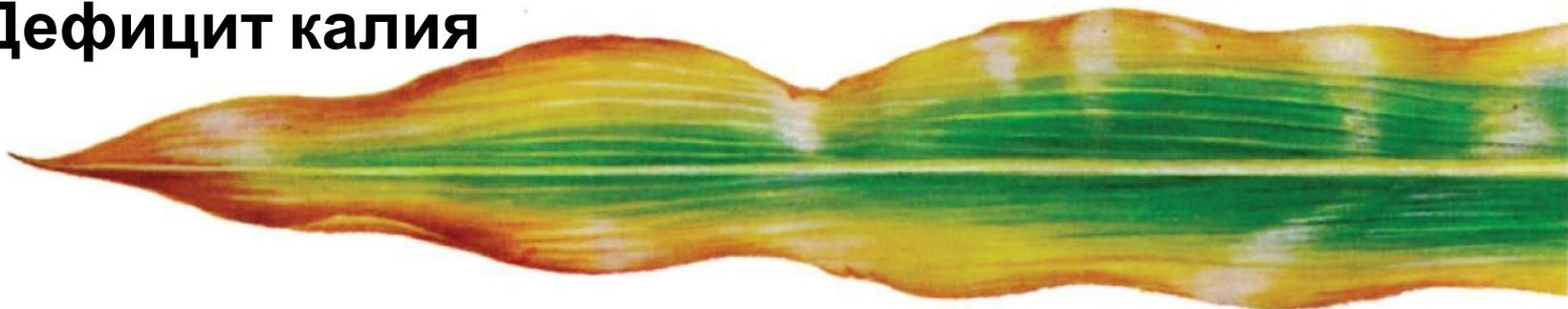
Здоровый лист кукурузы



Дефицит фосфора



Дефицит калия



Дефицит азота



Микроэлементы:

менее 0.1% на сухую массу
($<1 \text{ г кг}^{-1}$ сухого веса)

Микроэлементы критически важны для жизни растений, но необходимы в небольших количествах.

Fe – иногда рассматривается в качестве макроэлемента из-за его высокой значимости для растений. Является компонентом гема и входит в состав 60% всех окислительно-восстановительных ферментов у двудольных, таких как электрон-транспортные цепи, фотосистемы и ферментативные антиоксиданты.

Микроэлементы:

менее 0.1% на сухую массу
($<1 \text{ г кг}^{-1}$ сухого веса)

Cu – имеет схожую функцию с железом. Входит в состав 40% окислительно-восстановительных систем у двудольных и 60-80% подобных систем у двудольных (особенно важный элемент для злаков – пшеницы, риса, ржи, кукурузы).

Cl – необходим для некоторых фотосинтетических превращений, водном балансе, генерации потенциала покоя (возбудимости мембран) и поддержании разности потенциалов покоя на плазматической мембране.

Zn – нужен для стабильности клеточной стенки, мембран и ДНК, некоторых фотосинтетических реакциях, компонент важнейшего антиоксиданта растительной клетки – супероксиддисмутазы.

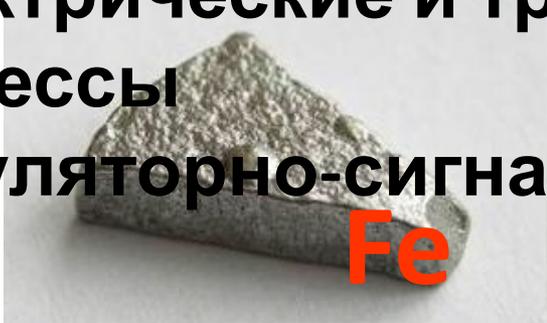
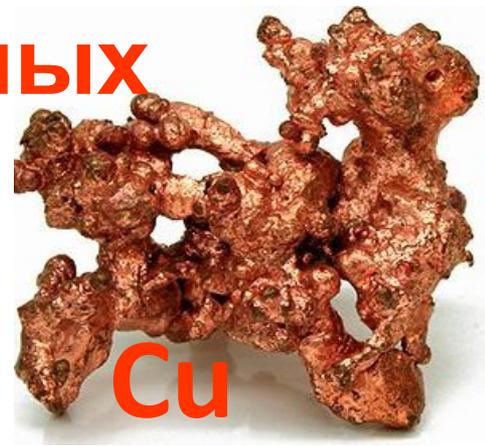
Mn – кофактор многих ферментов, вовлеченных в метаболизм углеводов, фотосинтетических реакций и важнейшего антиоксиданта растительной клетки – супероксиддисмутазы (наряду с цинком, медью и железом).

B – кофактор некоторых фотосинтетических реакций, участвует в построении клеточной стенки. Однако для бора более известна токсичность, чем польза.

Mo – компонент нитрогеназы (бактериальный фермент, ответственный за фиксацию N_2 в клубеньках бобовых).

Первичные роли минеральных элементов:

- структурные компоненты
- метаболические компоненты
- активаторы и/или регуляторы ферментов
- осмотики/регуляторы поглощения воды
- поддержание целостности клеточных и мембранных структур
- электрические и транспортные процессы
- регуляторно-сигнальная роль



Катионы и состояние геля/золя.

Катионы влияют на гидратацию (оводненность) цитоплазмы, причем щелочные металлы (например, K^+) повышают гидратацию, а щелочноземельные (например, Ca^{2+}) снижают ее.

Хелаты металлов играют важную роль в жизни клеток.

Наиболее важная функция большинства металлов – это участие в ферментативных жизненно важных реакциях в растительном организме.

Предполагается несколько механизмов участия металлов в ферментативном катализе.

1. Металлы являются составной частью каталитически активных центров ферментов. Например, пероксидаза, принадлежащая к группе гемопротеиновых ферментов и катализирующая реакции перекиси водорода, содержит около 0,13 % металла.

Хелаты металлов играют важную роль в жизни клеток.

2. Металлы стабилизируют определенную конформационную структуру белковой молекулы, необходимую для обеспечения каталитических свойств фермента.

3. Ион металла связывается только с субстратом и участвует в катализе, не взаимодействуя непосредственно с ферментом.

Растительная клетка накапливает важные металлы в значительных количествах, в частности концентрация калия превышает его содержание в среде обитания в 100–1000 раз.

Доступность минеральных элементов

- Зависит от характеристик почвы: pH, размера и состава почвенных частиц, других факторов.
- Большинство почвенных частиц заряжены отрицательно, поэтому могут накапливать катионы (ионы аммония и «металлические» катионы). В этой связи важные элементы K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} «закреплены» в почве.
- Сильные дожди, наводнения и переувлажнение (например, при чрезмерной ирригации) могут приводить к вымыванию анионов из почвы – таких как NO_3^- , PO_4^- , SO_4^{2-} (поскольку они плохо связаны с частицами почвы)

*Подвижность разных веществ в почве широко варьирует:
высокоподвижные – калий, натрий, фосфор, сера;
среднеподвижные – магний, железо, медь, цинк; относительно подвижные – кальций, магний, бор.*

Access

To read this story in full you will need to login or make a payment (see right).

[nature.com](#) > [Journal home](#) > [Table of Contents](#)

Letters to Nature

Nature **397**, 694-697 (25 February 1999) | doi:10.1038/17800; Received 16 October 1998; Accepted 4 January 1999

A ferric-chelate reductase for iron uptake from soils

Nigel J. Robinson¹, Catherine M. Procter¹, Erin L. Connolly² & Mary Lou Guerinot²

1. Department of Biochemistry and Genetics, The Medical School, University of Newcastle, Newcastle NE2 4HH, UK

2. Department of Biological Sciences, Dartmouth College, Hanover, New Hampshire 03755-3576, USA

Correspondence to: Nigel J. Robinson¹ Correspondence and requests for materials should be addressed to N.J.R. (requests for *FRO* clones; e-mail: Email: n.j.robinson@nd.ac.uk) or M.L.G. (*frd1* mutants; e-mail: Email: mary.lou.guerinot@dartmouth.edu). *FRO1* and *FRO2* sequence has been deposited in the EMBL database (accession number Y09851).

Iron deficiency afflicts more than three billion people worldwide¹, and plants are the principal source of iron in most diets. Low availability of iron often limits plant growth because iron forms insoluble ferric oxides, leaving only a small, organically complexed fraction in soil solutions². The enzyme ferric-chelate reductase is required for most plants to acquire soluble iron. Here we report the isolation of the *FRO2* gene, which is expressed in iron-deficient roots of *Arabidopsis*. *FRO2* belongs to a superfamily of flavocytochromes that transport electrons across membranes. It possesses intramembranous binding sites for haem and cytoplasmic binding sites for nucleotide cofactors that donate and transfer electrons. We show that *FRO2* is allelic to the *frd1* mutations that impair the activity of ferric-chelate reductase³. There is a nonsense mutation within the first exon of *FRO2* in *frd1-1* and a missense mutation within *FRO2* in *frd1-3*. Introduction of functional *FRO2*

ARTICLE LINKS

- ▶ [Figures and tables](#)

ARTICLE TOOLS

- ✉ [Send to a friend](#)
- 📄 [Export citation](#)
- 📄 [Export references](#)
- 🔒 [Rights and permissions](#)
- 📄 [Order commercial reprints](#)
- 🔖 [Bookmark in Connotea](#)

SEARCH PUBMED FOR

- ▶ [Nigel J. Robinson](#)
- ▶ [Catherine M. Procter](#)
- ▶ [Erin L. Connolly](#)
- ▶ [Mary Lou Guerinot](#)

open innovation challenges

Optimizing Sub-cellular Localization Tags



Deadline: Jan 31 2010
Reward: \$20,000 USD

The Seeker is looking for methods to optimize sub-cellular localization tags for protein expression....

[Readers' Comments](#)

[Subscribe to comments \(RSS\)](#)

[What is RSS?](#)

Personal subscribers to *Nature* can view articles published from 1997 to the current issue. To do this, associate your subscription with your registration via the [My Account](#) page. If you already have an active subscription, [login here](#) to your nature.com account.

If you do not have access to the article you require, you can purchase the article (see below) or access it through a site license. A [site license](#) includes a minimum of four years of [archived content](#); institutions can add additional archived content to their license at any time. [Recommend](#) site license access to your institution.

[Login via your institution](#)

[Login via Athens](#)

Email:

Password:

save your password

[What happens if I save my password](#)

[Forgotten your password](#)

Login

Тройное правило Арнона (1939 г.)

Элемент признается необходимым в случае, когда:

- 1. Растение без него не может закончить своего жизненного цикла;**
- 2. Другой элемент не может заменить функцию изучаемого элемента;**
- 3. Элемент непосредственно включен в метаболизм растения.**

Физиологические функции минеральных элементов

Элемент	Форма, в которой поступает элемент в клетку	Физиологические функции	Заболевания, связанные с недостатком элемента
Азот	Нитрат, NO_3^- аммоний, NH_4^+	Синтез белков, нуклеиновых кислот и др. органических соединений, в частности коферментов и хлорофилла	Угнетение роста; сильный хлороз, особенно у старых листьев
Фосфор	Фосфат, HPO_4^{2-} ортофосфат, H_2PO_4^-	Синтез нуклеиновых кислот, АТФ и некоторых белков. Входит в состав фосфолипидов мембран, играет ключевую роль в переносе энергии	Угнетение роста, особенно корней
Сера	Сульфат, SO_4^{2-}	Синтез белков и многих органических соединений, например кофермента А, принимает участие в ЭТЦ дыхания и фотосинтеза	Хлороз, например «пожелтение листьев чая».
Калий	K^+	Осмотический компонент клеточного сока, активатор или кофактор многих ферментов, включая АТФазы, основной потенциалопределяющий ион	Пожелтение и побурение листьев с краев, преждевременная гибель растений

Физиологические функции минеральных элементов

Магний	Mg^{2+}	Стабилизирует структуру рибосом. Входит в состав молекулы хлорофилла, неспецифичный кофактор многих ферментов	Хлороз, слабый рост
Кальций	Ca^{2+}	Участвует в формировании срединной пластинки (пектат кальция) клеточной стенки, стабилизатор мембран, кофактор ряда ферментов, участвующих в гидролизе АТФ и фосфолипидов; вероятно, участвует в связывании РНК с белками в хромосомах, активатор хлорных каналов при возбуждении, важнейший вторичный посредник	Подавление роста, снижение прочности хромосом
Железо	Fe^{2+}	Входит в состав цитохромов и белков с негеминовым железом, участвующих в фотосинтезе, фиксации азота и дыхании; катализирует первичные реакции синтеза хлорофилла	Сильный хлороз, особенно у молодых листьев
Марганец	Mn^{2+}	Принимает участие в фотолизе воды и восстановлении CO_2 при фотосинтезе, активирует некоторые дегидрогеназы, декарбоксилазы и другие ферменты, необходим для функционирования нитратредуктаз, кофактор РНК-полимеразы, ауксиноксидазы	Пятнистость листьев, например «серая крапчатость» у овса
Цинк	Zn^{2+}	Составная часть алкогольдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы, лактатдегидрогеназы, щелочной фосфотазы и других ферментов, стабилизатор мембран	Деформация листьев, торможение роста
Медь	Cu^{2+}	Входит в состав аскорбиноксидазы, лактазы, моноаминоксидазы, уреазы, цитохромоксидазы, галактооксидазы, обеспечивает терминальный перенос электронов в дыхательной цепи, перенос электронов при фотосинтезе, регулирует редокс-состояние клетки.	Отмирание побегов
Молибден	MoO_4^{2-}	Входит в состав нитратредуктазы (восстановление нитрата до нитритов в процессе синтеза аминокислот), участвует в фиксации атмосферного азота, в фосфорном обмене, является активатором в реакциях аминирования	Слабое замедление роста, деформация побегов

Физиологические функции минеральных элементов

Бор	HBO_3^{2-} H_2BO_3^-	Обеспечивает нормальное деление клеток меристемы, участвует в процессе транспорта и обмена углеводов, улучшает обеспечение корней O_2 , влияет на белковый, нуклеиновый, фенольный обмена и созревание семян. Дефицит бора снижает у томатов содержание РНК; активирует ростовые вещества (рост пыльцевых трубок)	Аномальный рост и отмирание верхушек побегов; «сердцевинная гниль» свеклы, растрескивание стеблей сельдерея
Кобальт	Co^{2+}	Обязателен для некоторых микроорганизмов, включая свободно живущих фиксаторов азота и симбиотических фиксаторов азота бобовых и небобовых растений. Входит в состав коэнзимов, содержащих витамин B_{12} , защищает хлорофилл от разрушения в темноте, входит в состав окислительно-восстановительных ферментов	Как и при недостатке азота
Хлор	Cl^-	Участвует в поддержании анион-катионного и осмотического балансов. Необходим для фотосинтетических реакций, участвующих в выделении кислорода	Хлороз