

## Минеральное питание

**Макроэлементы:** - содержание более 0,1%.

Из них «органогены» - С ~ 45%, О ~ 42%, Н ~ 6,5%, N ~ 1,5%.

А также: S ~ 0,1%, P ~ 0,2%, K ~ 1,0%, Ca ~ 0,5%, Mg ~ 0,2%

Кроме того Na, Cl, Si.

**Fe** занимает промежуточное положение.

Возможна другая классификация – физиологическая, по процессам, в которых ключевую роль играют те или иные элементы.

**N, S** – участвуют в построении органических веществ

**P, Si, B** – участвуют в запасании энергии и целостности структур клетки

**K, Ca, Mg, Cl, Mn, Na** – элементы, которые «работают» в ионной форме

**Fe, Zn, Cu, Ni, Mo** – элементы, играющие роль в **red-ox** реакциях

## Относительное содержание элементов в растениях

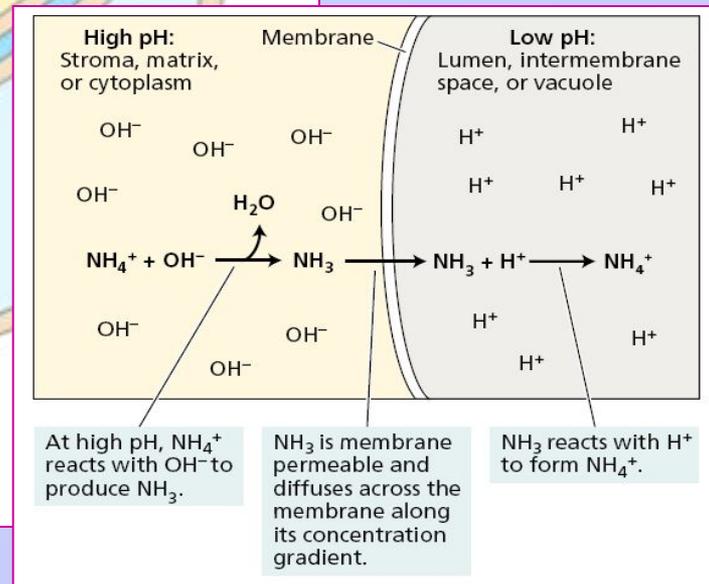
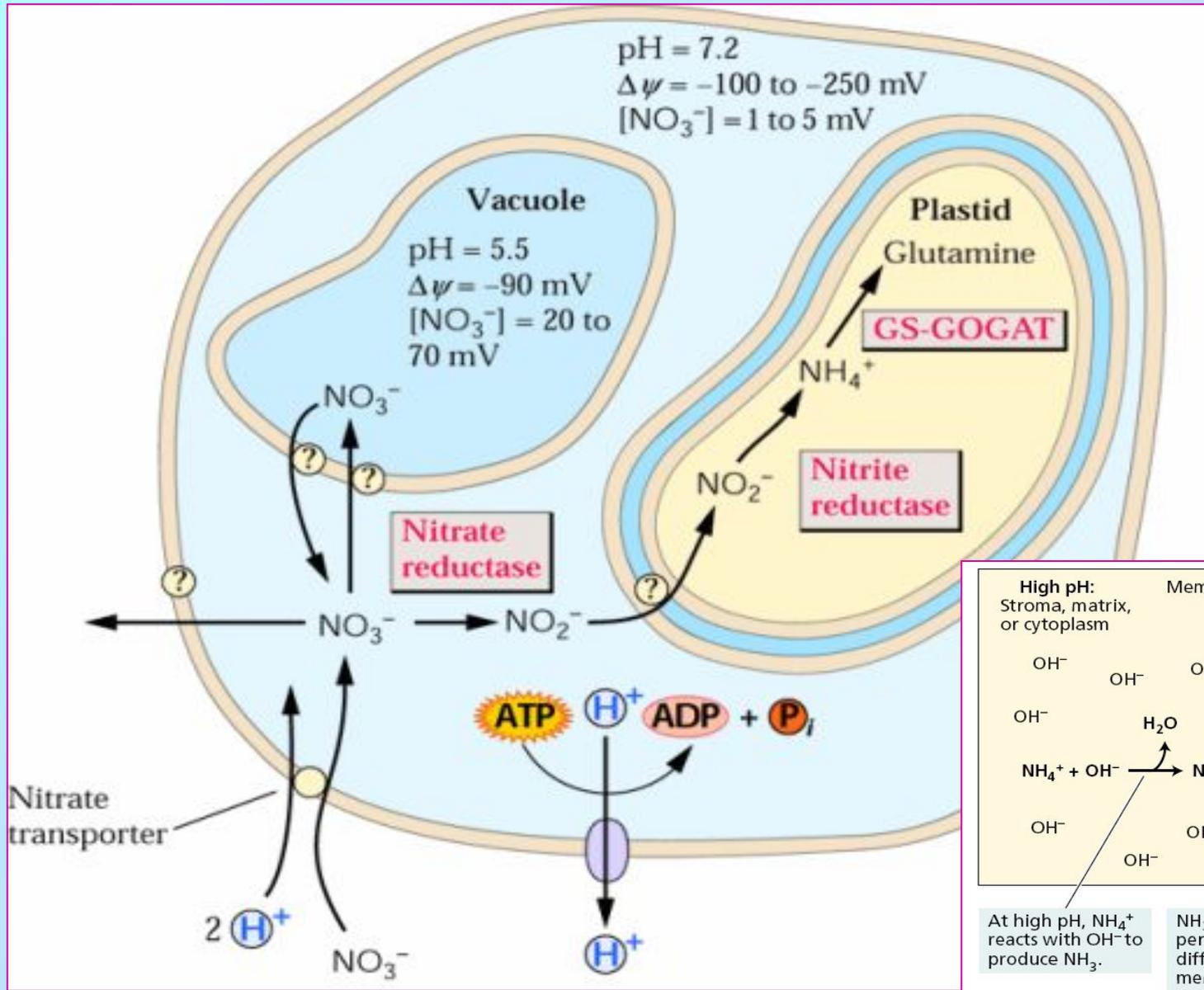
**TABLE 5.1**  
Adequate tissue levels of elements that may be required by plants

Element	Chemical symbol	Concentration in dry matter (% or ppm) <sup>a</sup>	Relative number of atoms with respect to molybdenum
<b>Obtained from water or carbon dioxide</b>			
Hydrogen	H	6	60,000,000
Carbon	C	45	40,000,000
Oxygen	O	45	30,000,000
<b>Obtained from the soil</b>			
<b>Macronutrients</b>			
Nitrogen	N	1.5	1,000,000
Potassium	K	1.0	250,000
Calcium	Ca	0.5	125,000
Magnesium	Mg	0.2	80,000
Phosphorus	P	0.2	60,000
Sulfur	S	0.1	30,000
Silicon	Si	0.1	30,000
<b>Micronutrients</b>			
Chlorine	Cl	100	3,000
Iron	Fe	100	2,000
Boron	B	20	2,000
Manganese	Mn	50	1,000
Sodium	Na	10	400
Zinc	Zn	20	300
Copper	Cu	6	100
Nickel	Ni	0.1	2
Molybdenum	Mo	0.1	1

Source: Epstein 1972, 1999.

<sup>a</sup> The values for the nonmineral elements (H, C, O) and the macronutrients are percentages. The values for micronutrients are expressed in parts per million.

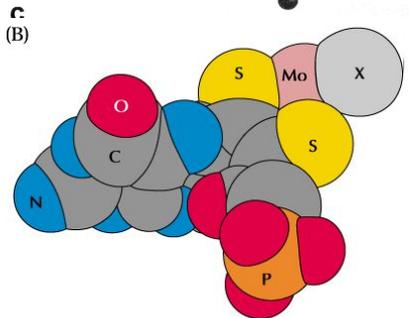
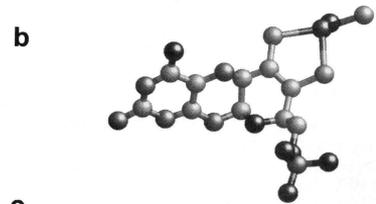
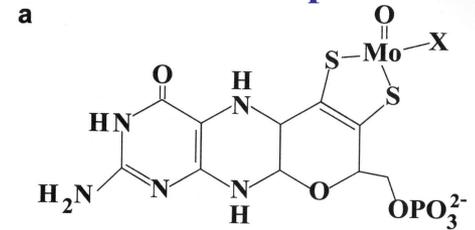
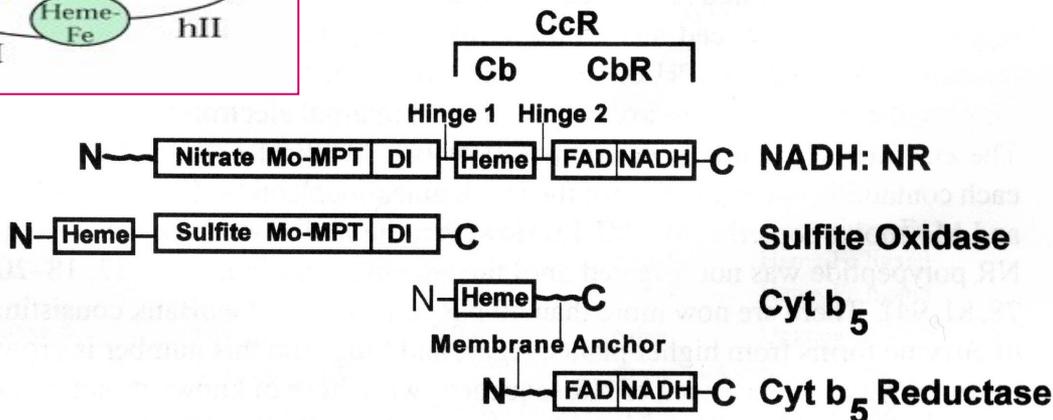
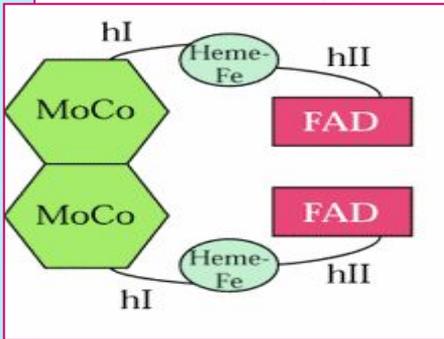
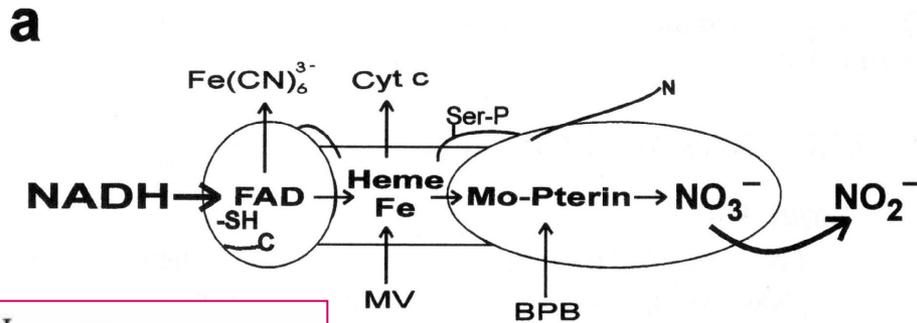
# Восстановление нитратов



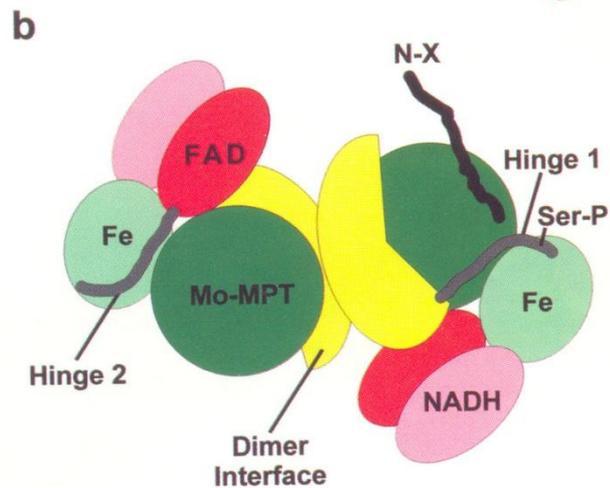
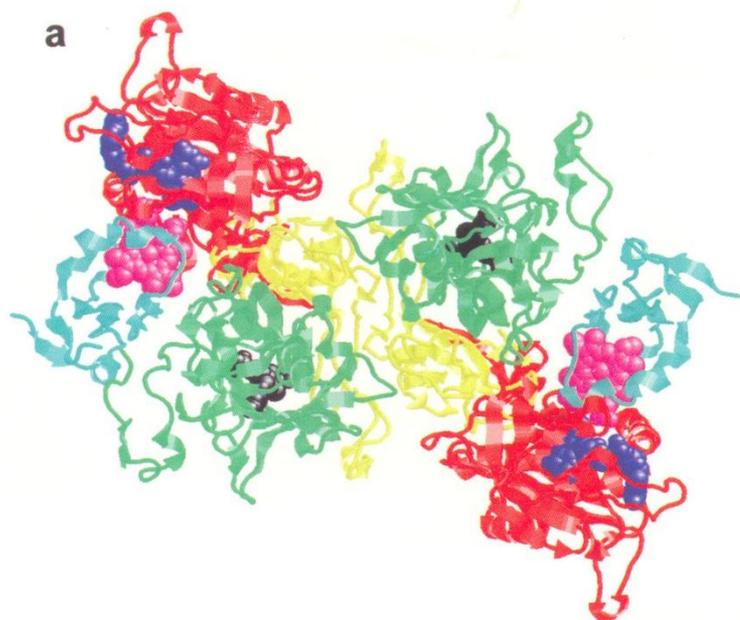
# Нитратредуктаза: схема работы, домены и структура молибдоптерина

НАДН, НАД(Ф)Н (высшие растения, водоросли), НАДФН (грибы) – специфичная Nr,

Гомодимер, мономер ~ 100kDa, каждый мономер содержит FAD, гем и молибдоптерин



# Нитратредуктаза: строение



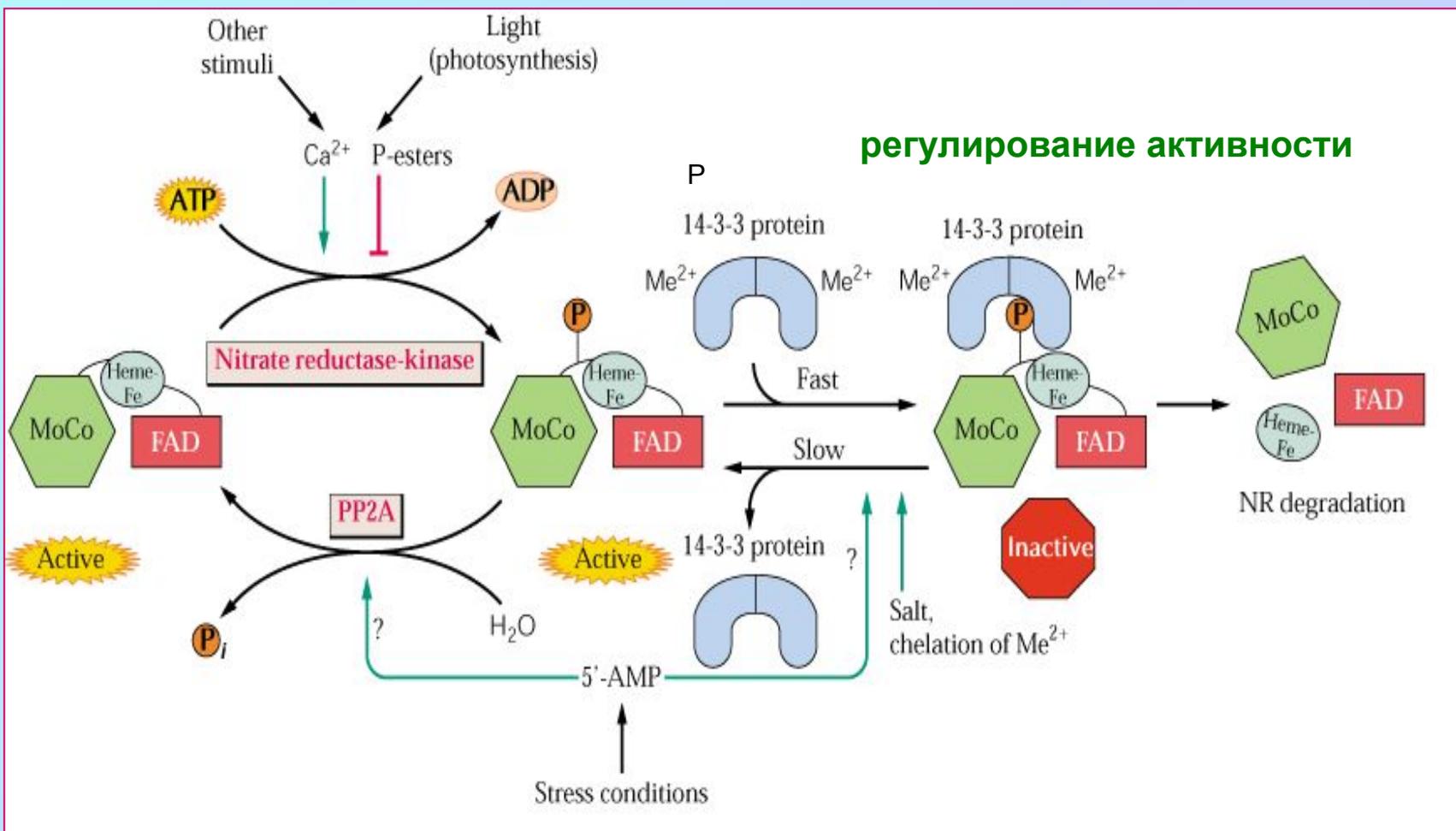
**Table 1** Key invariant residues in Arabidopsis NIA2 (GenBank Accession No. J03240)<sup>a</sup>

Domain/region	Span (# residues)	Invariant (# residues/%)	Key residues	Function
<i>N</i> -terminal	1–90 (90)	0/0.0	None	Regulatory/Stability
Mo-MPT	91–334 (244)	33/13.5	8	Nitrate reducing active site
			Arg144	Nitrate binding
			Hist146	MPT binding
			Cys191	Mo ligand
			Arg196	Nitrate binding
			His294	MPT binding
			Arg229	MPT binding
			Gly308	Mo = O ligand
			Lys312	MPT binding
Dimer interface (DI)	335–490 (156)	10/6.4	2	Formation of stable dimer
			Glu360	Ionic bond at interface
			Lys399	Ionic bond at interface
Hinge 1	491–540 (50)	5/10.0	1	Regulatory
			Ser534	Phosphorylated
Cytochrome b (Cb)	541–620 (80)	10/12.5	2	Binds Heme-Fe
			His577	Heme-Fe ligand
			His600	Heme-Fe ligand
Hinge 2	621–660 (40)	0/0.0	None	Unknown
FAD	661–780 (120)	10/8.3	5	Binds FAD/active site
			Arg712	Binds FAD
			Tyr714	Binds FAD
			Gly745	Binds FAD
			Ser748	Binds FAD
			Lys 731	Binds NADH
NADH	781–917 (137)	9/6.6	3	Binds NADH/active site
			Gly794	Binds NADH
			Cys889	Active site
			Phe917	C-terminal

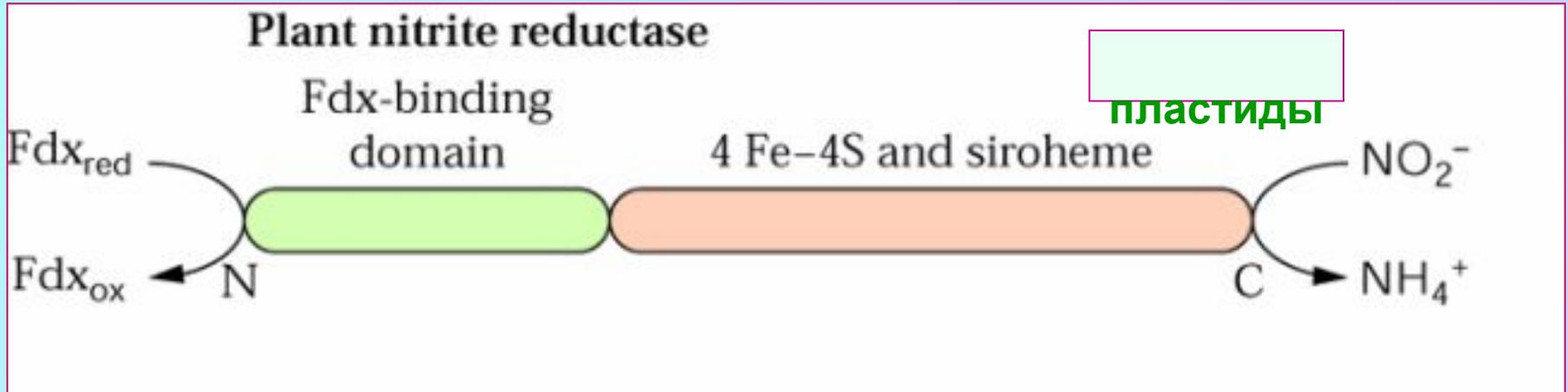
<sup>a</sup>See Figures 1b and 3.

## Регуляция работы нитратредуктазы: на уровне транскрипции, трансляции и регулировании активности

На уровне транскрипции: индукция субстратом (50 мкМ  $\text{NO}_3^-$  в течение 10 минут), индукция светом, сахарозой.

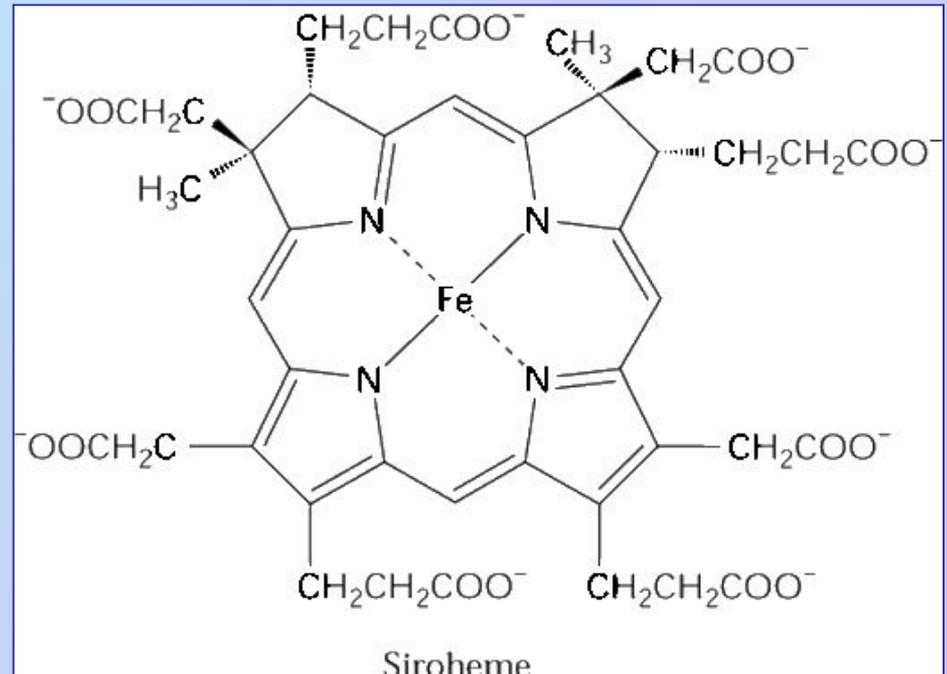


## Нитритредуктаза: строение

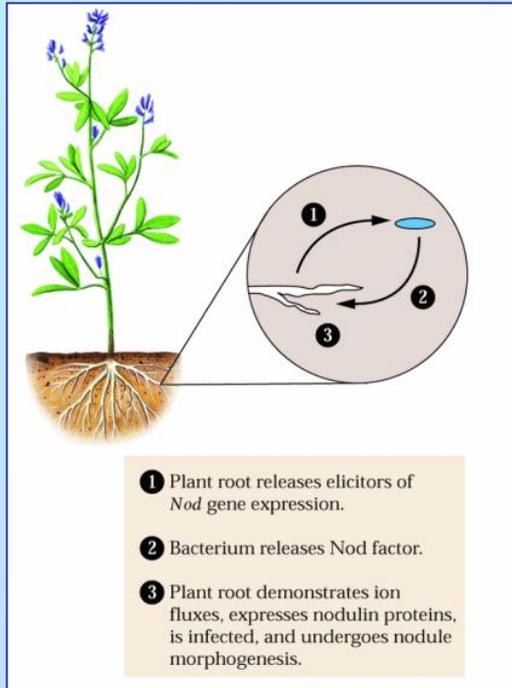


Мономер, 60 – 70 кДа.  
Активность на порядок выше,  
чем у нитратредуктазы.  
Активируется нитратом  
(но не нитритом), светом,

В гетеротрофных клетках –  
ферредоксин за счет ПФ-шунта:  
Ферредоксин-НАДФ<sup>+</sup>-редуктаза

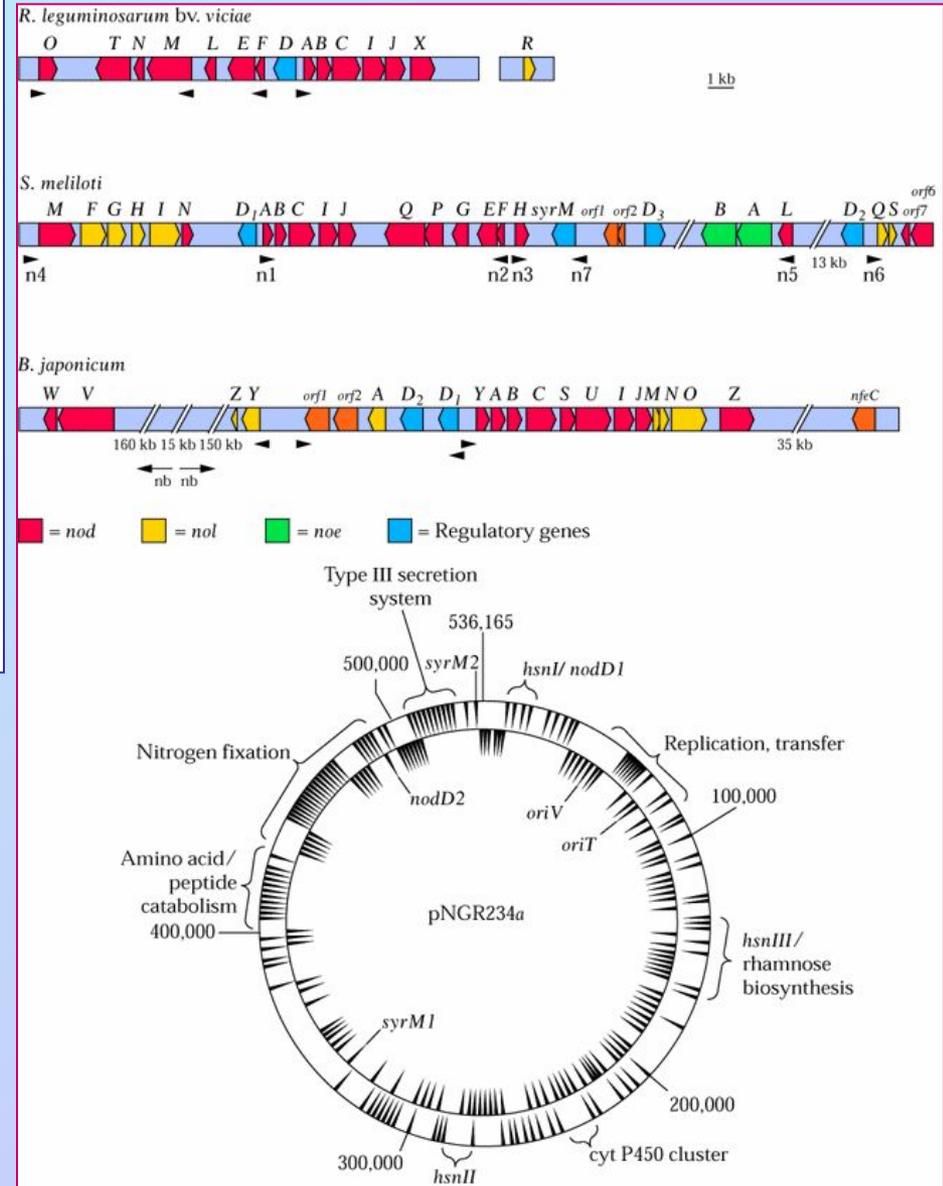
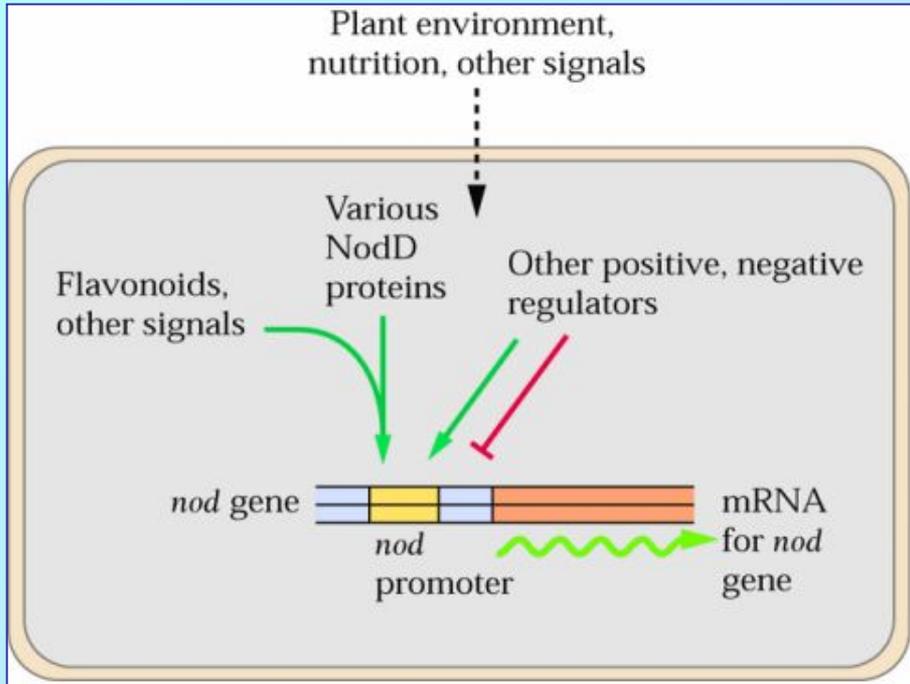


# Как растение и бактерии «узнают» друг друга

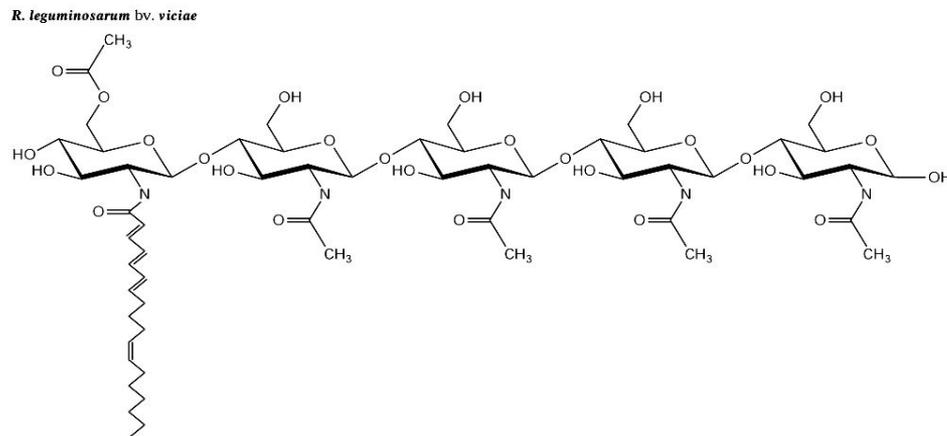
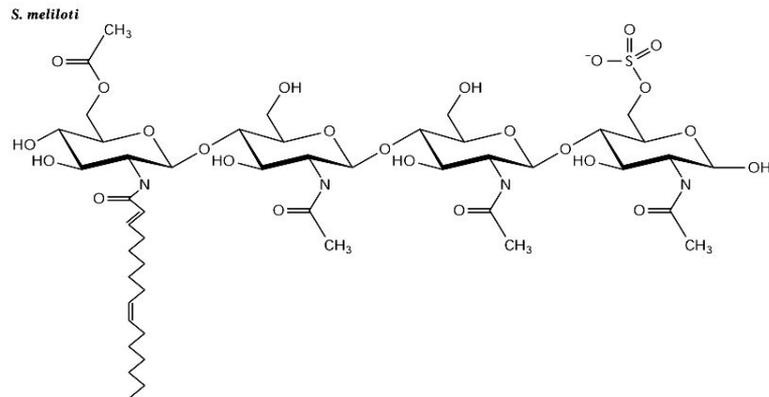
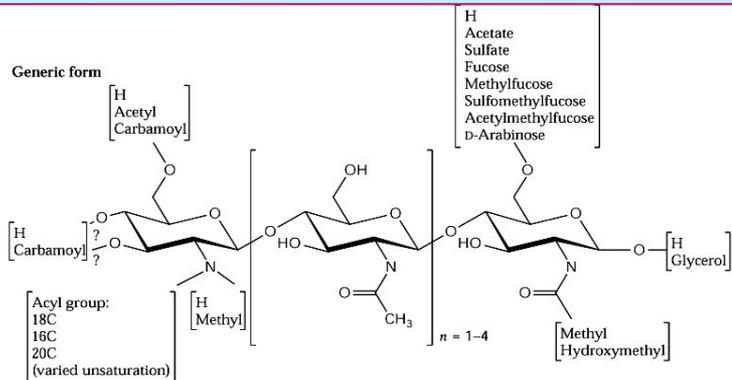


Host compounds that actively induce <i>nod</i> gene expression			
Flavonoid inducers			
Category	Generic structure	Name/activity	Specific structure
Flavone		Luteolin, a flavone inducer from <i>Medicago</i> spp., active on <i>S. meliloti</i>	
Chalcone		4,4'-Dihydroxy-2'-methoxychalcone, a chalcone inducer from <i>Medicago</i>	
Isoflavone		Daidzein, an isoflavone active on <i>B. japonicum</i>	
Flavanone		Naringenin, a flavanone active on <i>R. leguminosarum</i> <i>lv. viciae</i>	
Nonflavonoid inducers			
Trigonelline (a betaine)		Tetronic acid (an aldonic acid)	

# Флавоноид + белок NodD активирует транскрипцию *nod*-генов



# Продукт активности *nod*-генов - *nod*-фактор и инфекционный процесс



***NodA–NodC* гены кодируют ферменты, которые обуславливают формирование базовой структуры липо-хитинового олигосахарида и универсальны для всех ризобий:**

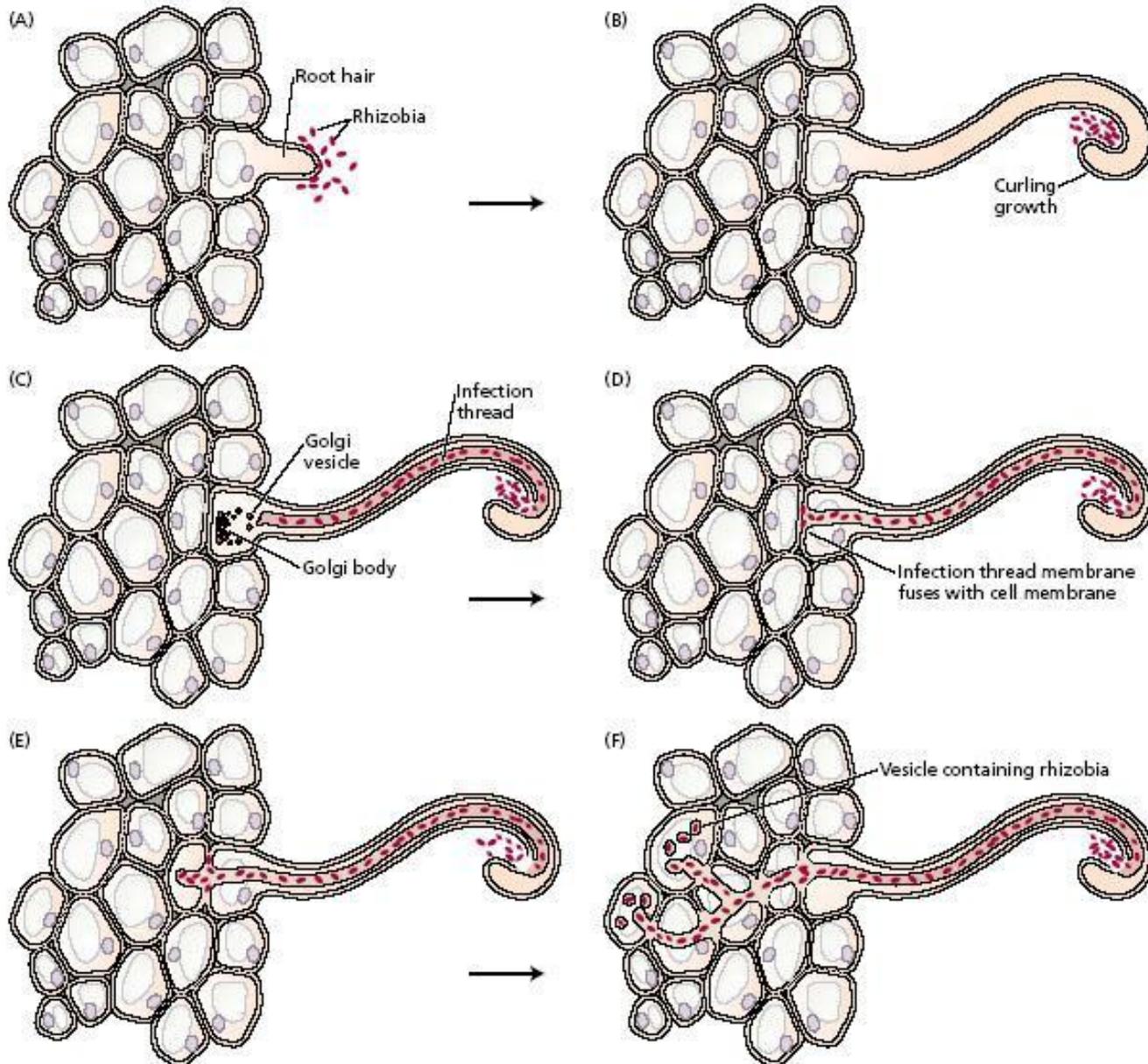
***NodA* – N-ацетилтрансфераза, присоединяет остатки ЖК**

***NodB* - хитин-олигосахарид деацетилаза, убирает ацетильную группу от «крайнего» сахара**

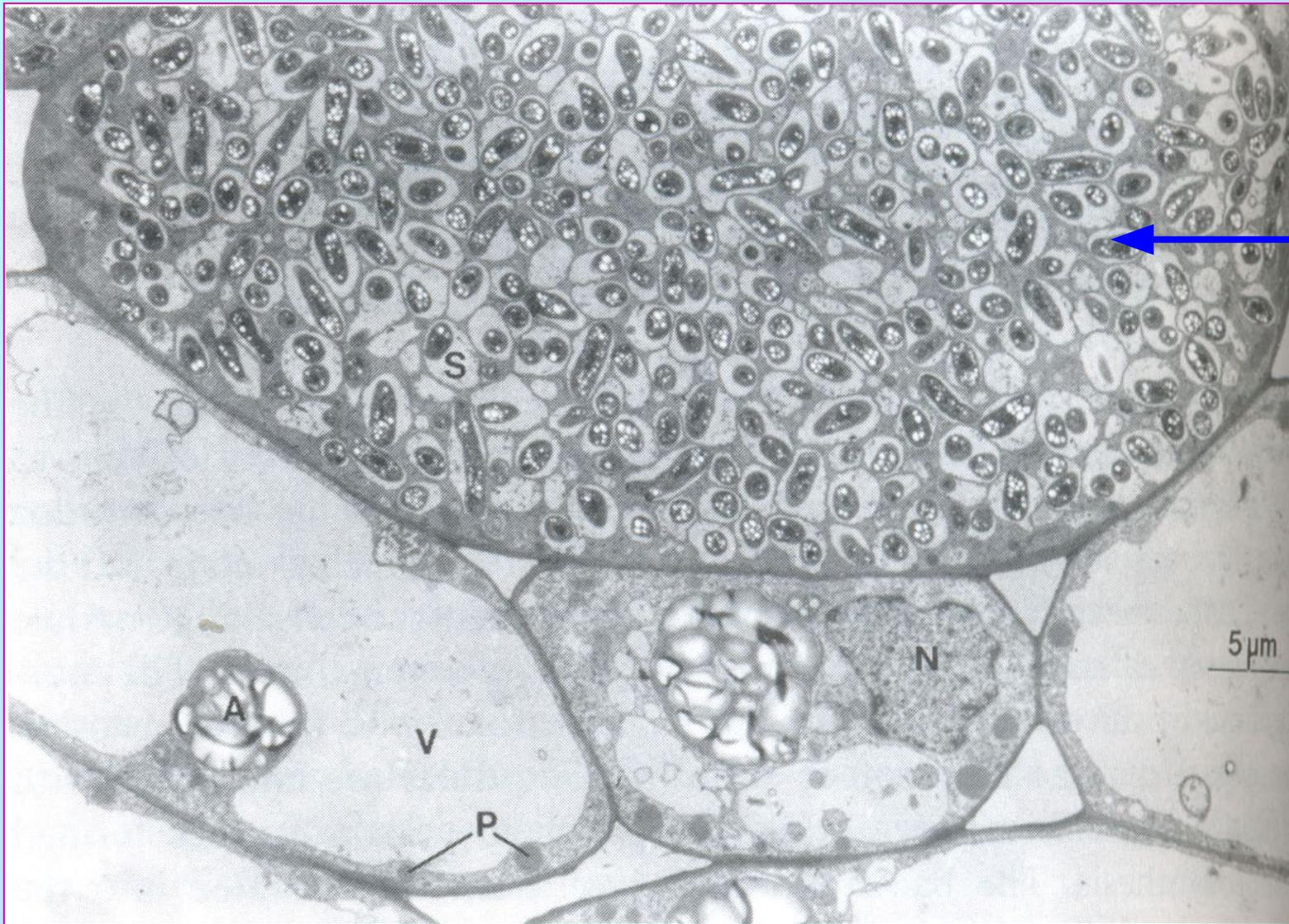
***NodC* – хитин-олигосахарид синтаза. Соединяет N-ацетил-О-глюкозаминные мономеры.**

***NodE, NodF, NodL* и др. определяют специфичность *nod*-фактора – длину и насыщенность остатка ЖК (*NodE, NodF*), добавление специфичных групп.**

## Формирование бактериоидов



## Электронная микрофотография клеток клубенька соевых бобов



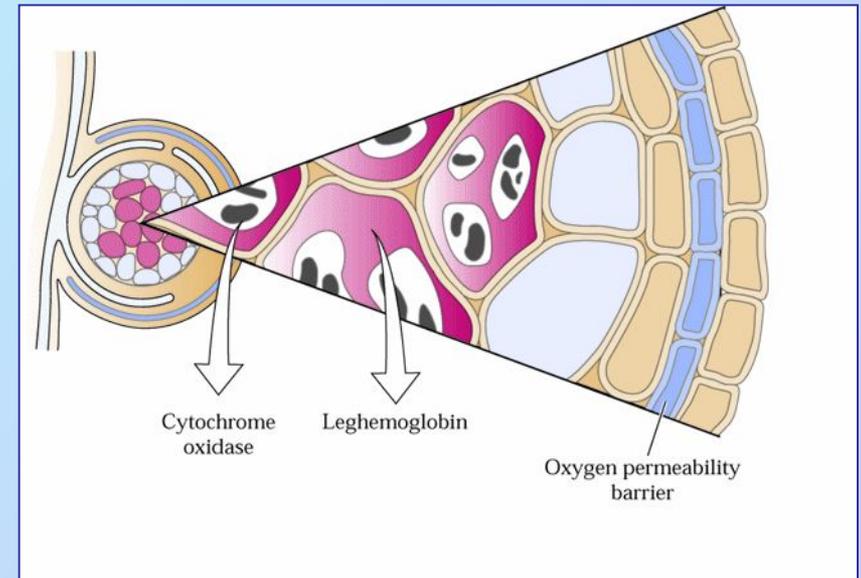
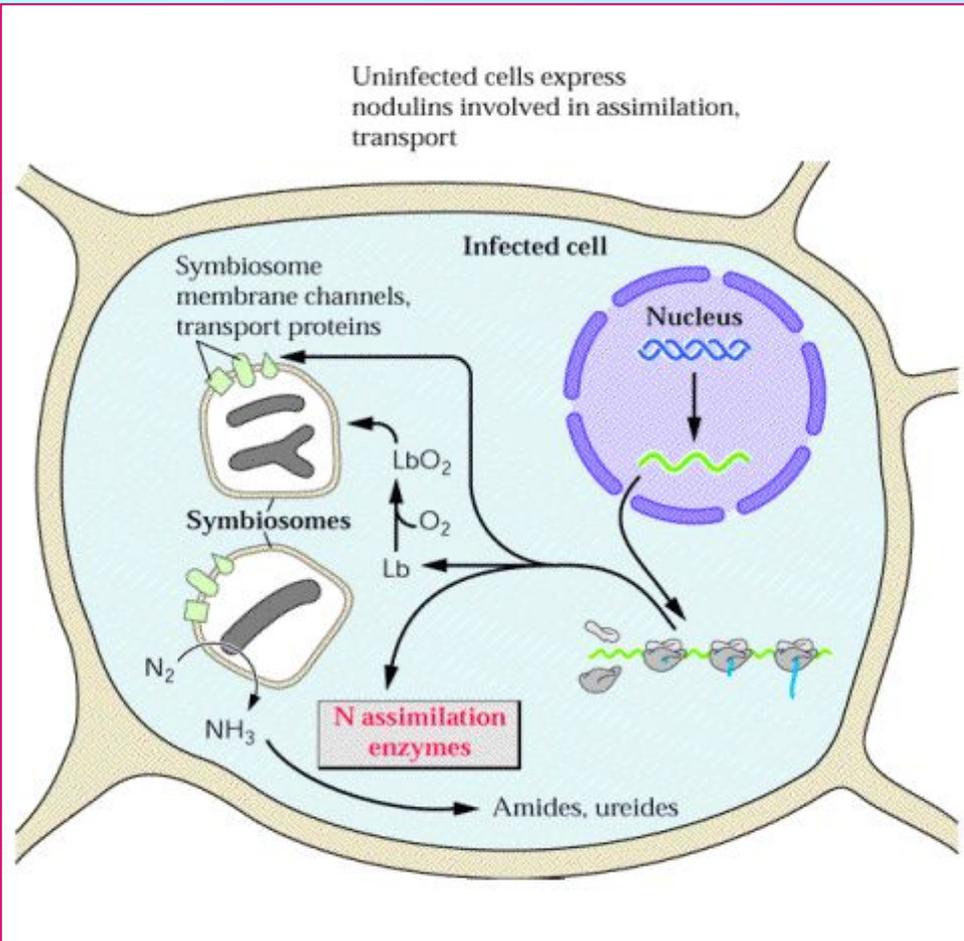
Инфициро-  
ванная клетка  
с итактными  
симбиосомами  
содержащими  
один или два  
бактероида.

Неинфицированные клетки.

Отмечены ядро (N), вакуоль (V), амилопласты (A), пероксисомы (P)

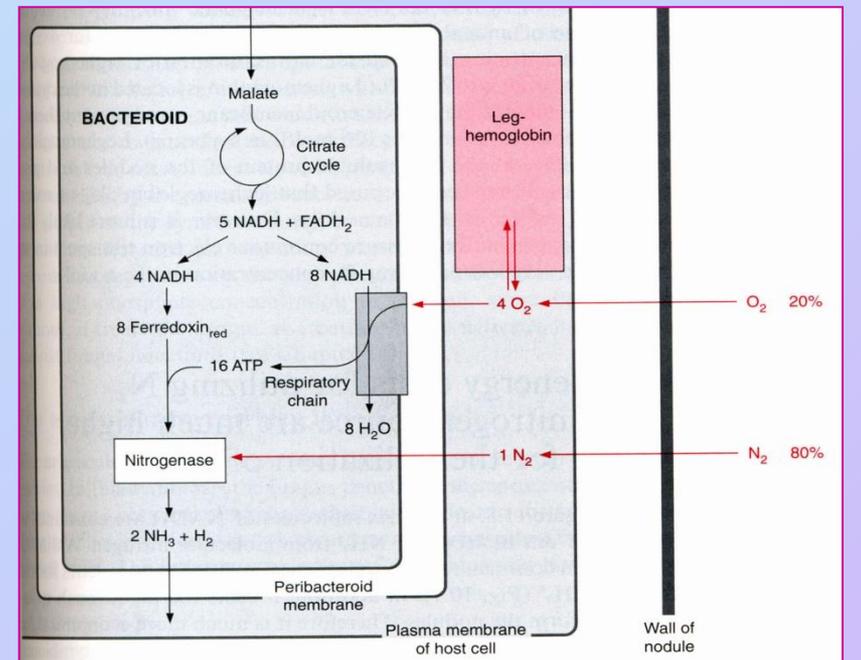


# В ядре клеток растения активируются гены, необходимые для симбиоза

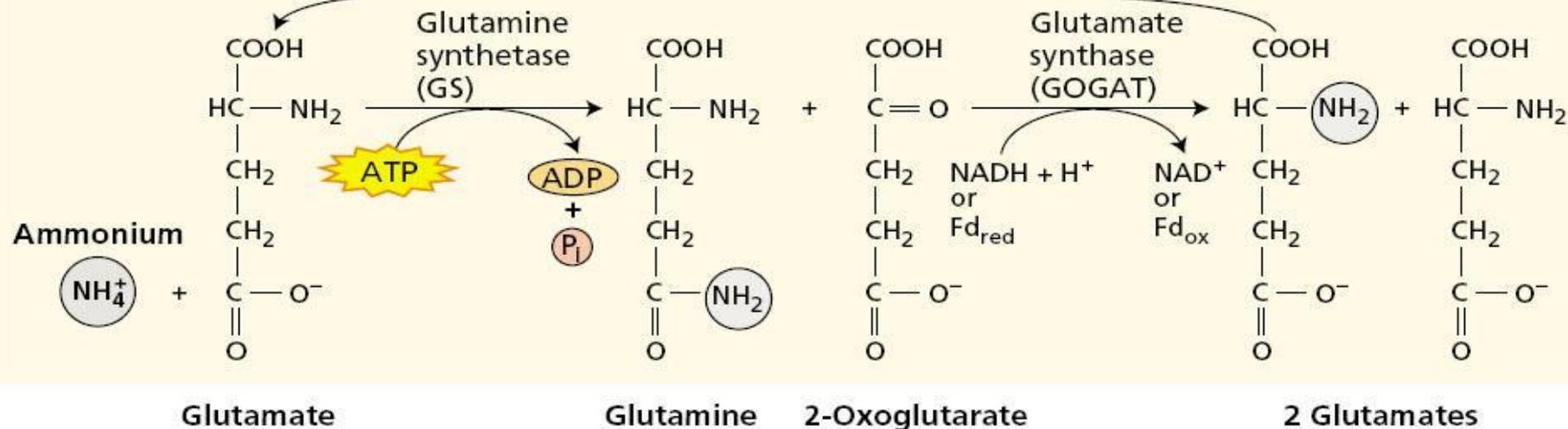


**Легоглобин** – белок синтезируется растением, гем – бактерией.  $K_m O_2 = 0,01 \mu M$ , на порядок меньше чем у гемоглобина...

В бактериоиде – в ЭТЦ специальная терминальная оксидаза с  $K_m O_2 = 0,007 \mu M$  (!)



## Включение азота в органические соединения. Система ГС – ГТС (ГОГАТ)



**ГС:** Мв ~ 330 kDa,  $K_m(\text{NH}_4) = 3\text{-}5\mu\text{M}$ , 8 субъединиц, 2 тетрамера  $\text{Mg}^{2+}$  или  $\text{Mn}^{2+}$ -зависимая.

Две изоформы:

**GS1 (цитозоль) гены *gln1*.** Не регулируется светом и содержанием углеводов. Прорастающие семена, клетки сосудистых пучков, для внутриклеточного транспорта.

**GS2 (пластиды). ген *gln2*.** Регулируется светом и содержанием углеводов.

**В корнях** – образование амидов для локального потребления и транспорта,

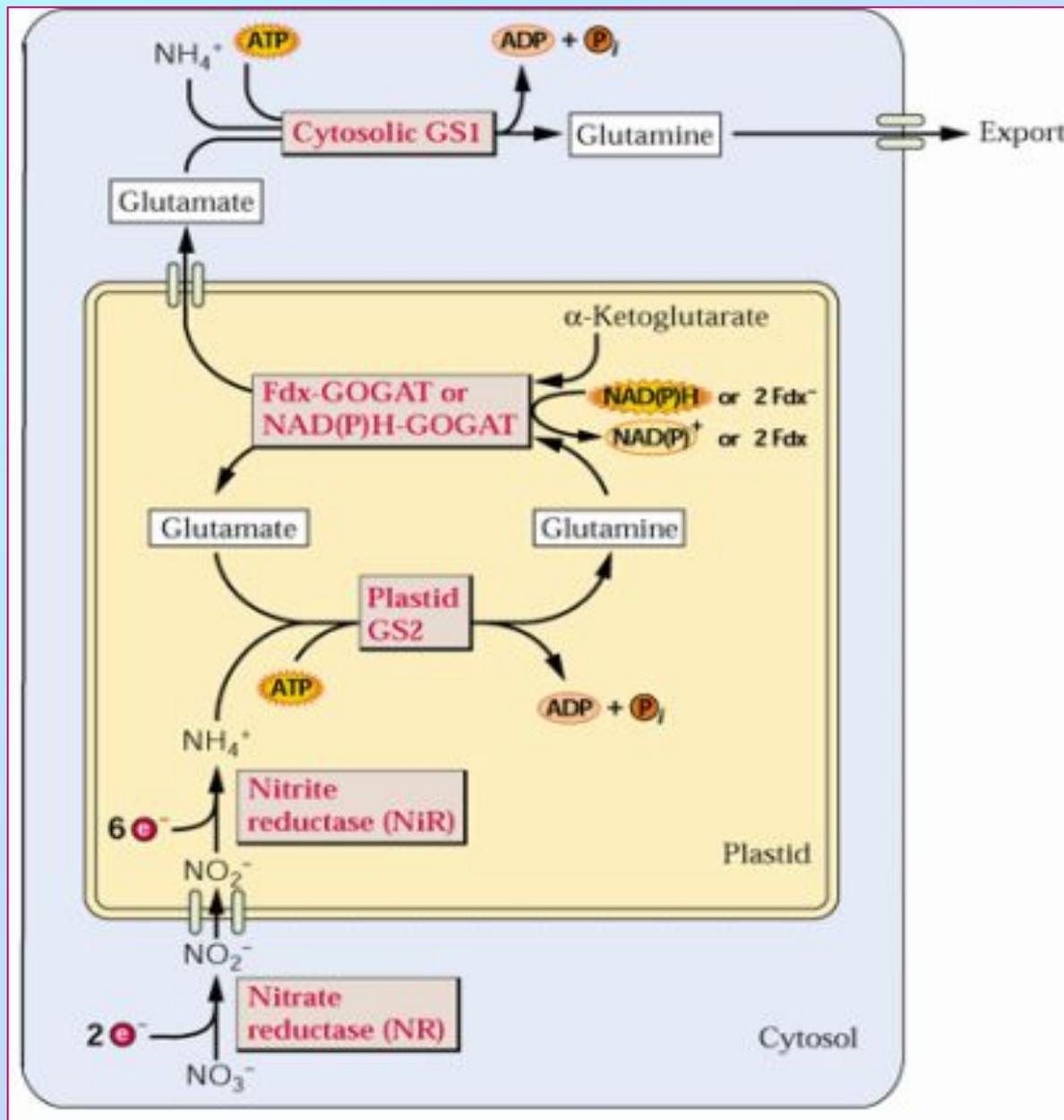
**В листьях** – первичная ассимиляция, фотодыхание.

**ГОГАТ:** Мв ~ 150 kDa. Пластиды. Две изоформы:

**ФД-ГОГАТ 2 гена: *glu1*** - в листьях, в хлоропластах - для фотодыхания (реассимиляция  $\text{NH}_4^+$ )  
*glu2* - в листьях и корнях – для первичной ассимиляции  $\text{NH}_4^+$

**НАДН-ГОГАТ** (растения и бактерии) – конститутивно. В пластидах гетеротрофных тканей:  
 корни - ассимиляция  $\text{NH}_4^+$ , сосудистые пучки - ассимиляция глутамата из корней.

## Различные изозимы работают в разных компартментах клетки

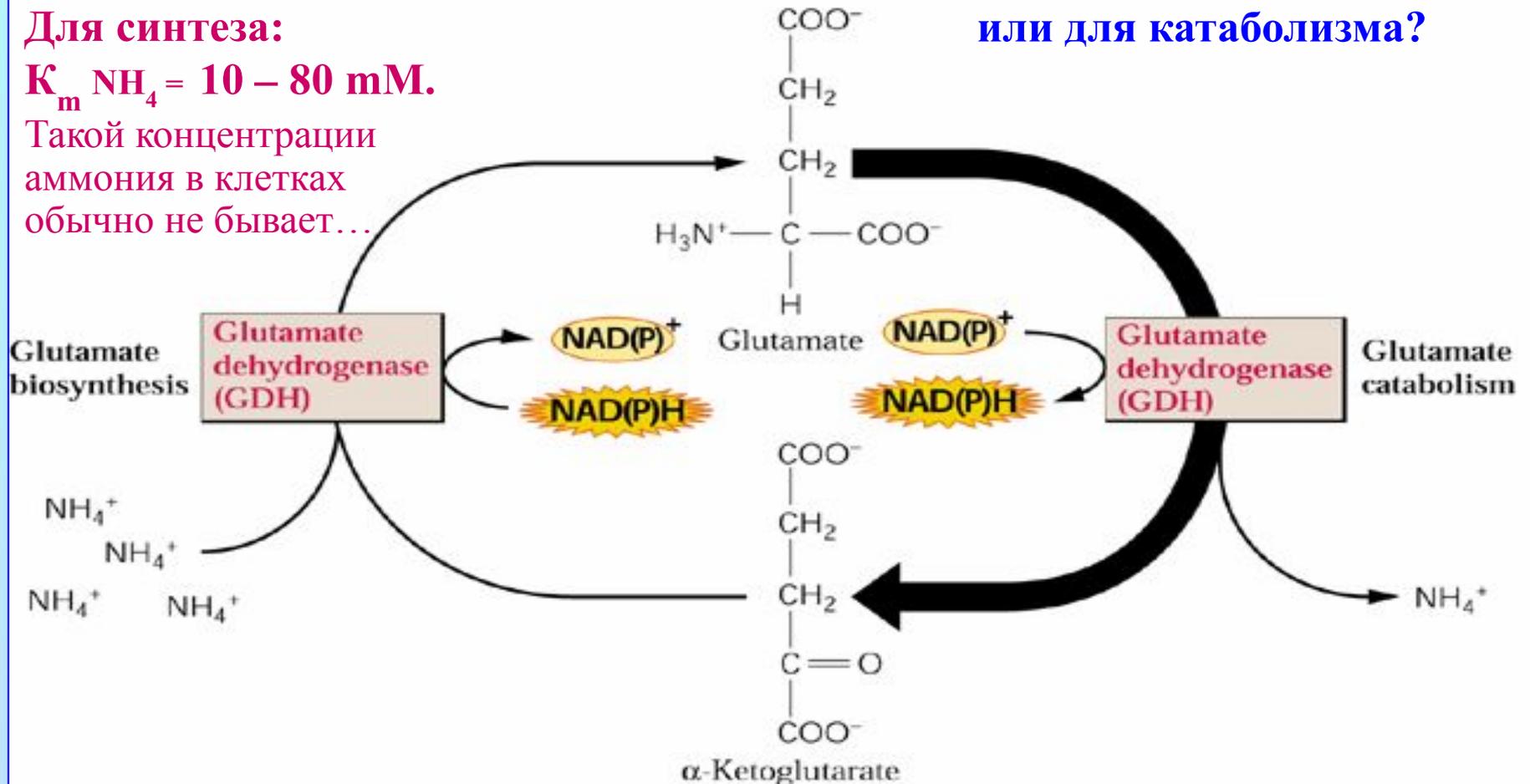


## Вторая система: глутаматдегидрогеназа. Каковы ее функции?

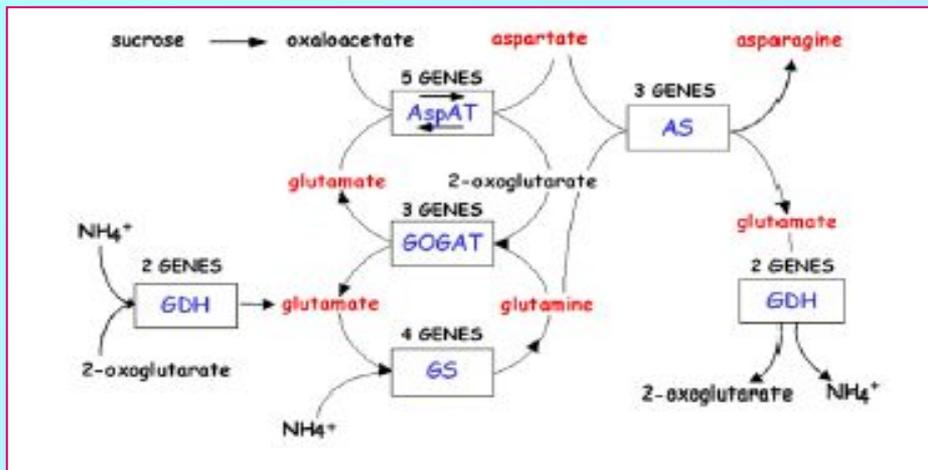
ГДГ: 2 формы - НАД-ГДГ (митохондрии) и НАДФ-ГДГ (пластиды). Гексамер.  
Состоит из двух типов субъединиц – GDH1 и GDH2. Если все субъединицы – GDH1- синтез глутамата, если GDH2 – распад. Если обе – работа в «обе стороны»

Для синтеза:  
 $K_m \text{ NH}_4 = 10 - 80 \text{ mM}$ .  
Такой концентрации аммония в клетках обычно не бывает...

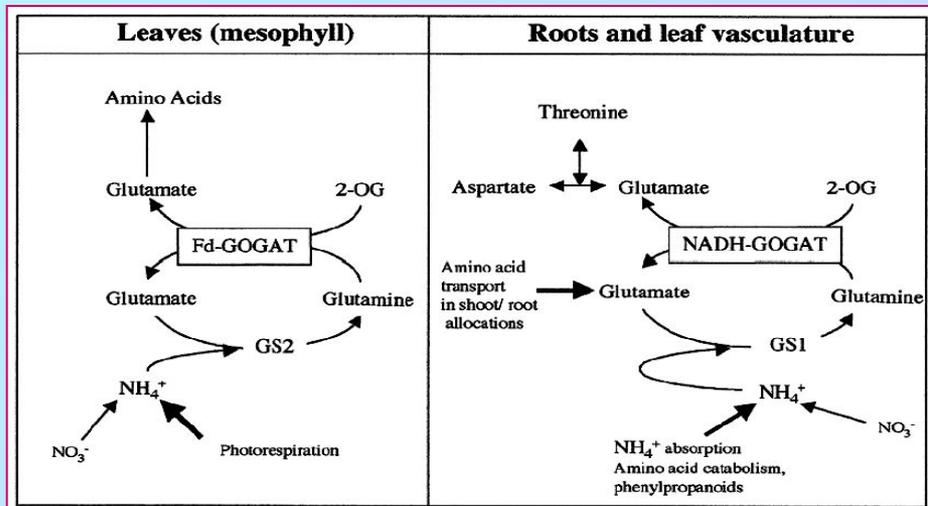
или для катаболизма?



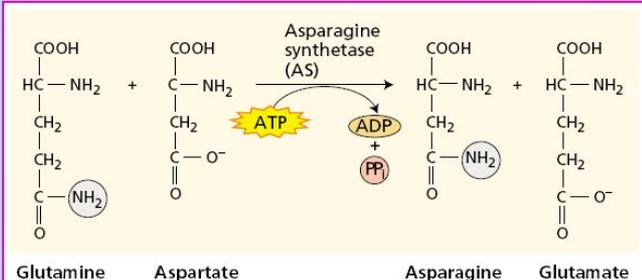
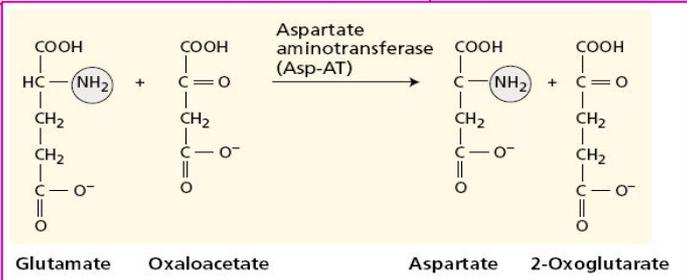
# Итак, включение азота в органические соединения



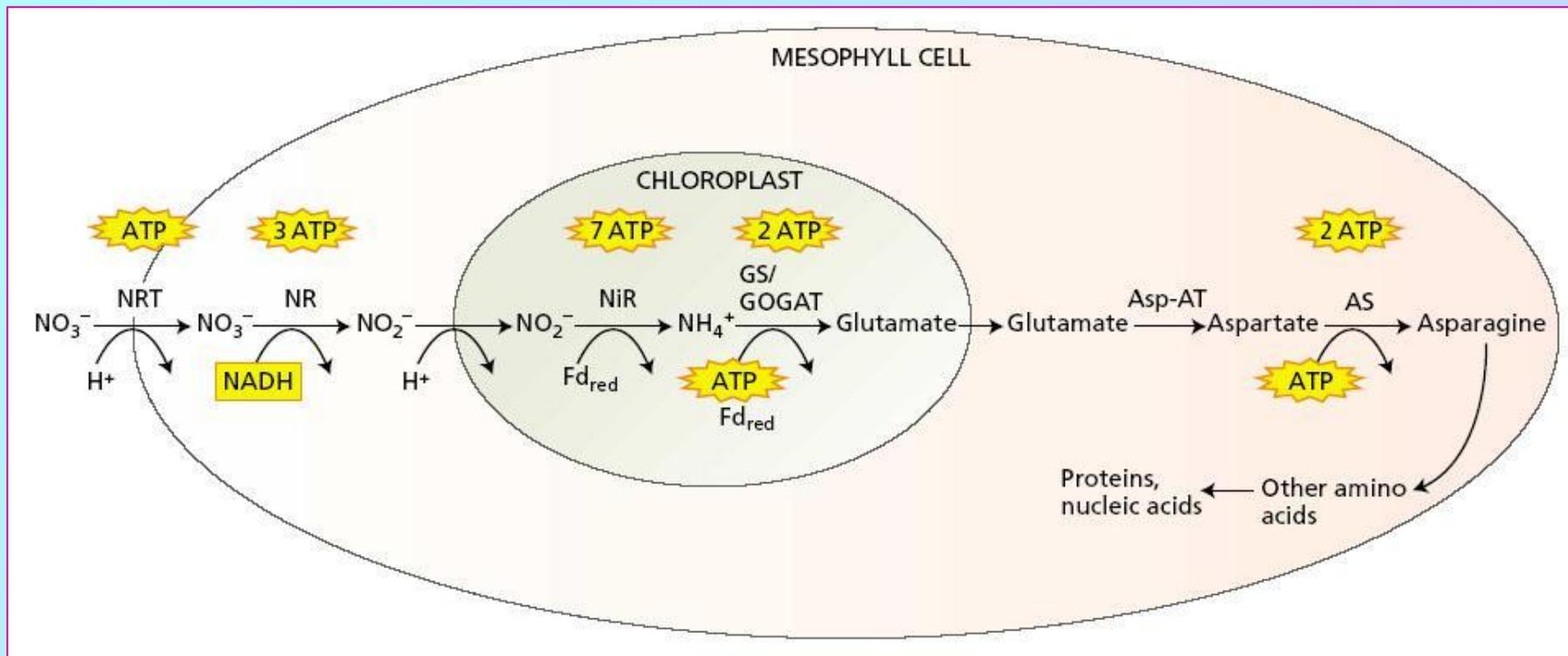
Amino Acid	Enzyme	Gene Name	Gene ID#	Organelle
Glutamine	GS glutamine synthetase	<i>GLN 2</i>	At5g35630	Chloroplatic
		<i>GLN 1.1</i>	At5g37600	Cytosolic
		<i>GLN 1.2</i>	At1g66200	Cytosolic
Glutamate	Fd-GOGAT glutamate synthase	<i>GLU 1</i>	At5g04140	Chloroplatic
		<i>GLU 2</i>	At2g41220	Chloroplatic
		NADH-GOGAT glutamate synthase	<i>GLT 1</i>	At5g53460
GDH glutamate dehydrogenase		<i>GDH 1</i>	At5g18170	Mitochondrial
		<i>GDH 2</i>	At5g07440	Mitochondrial
Aspartate	AAT aspartate aminotransferase	<i>ASP 1</i>	At2g30970	Mitochondrial
		<i>ASP 2</i>	At5g19550	Cytosolic
		<i>ASP 3</i>	At5g11520	Peroxisomal
		<i>ASP 4</i>	At1g62800	Cytosolic
		<i>ASP 5</i>	At4g31990	Chloroplatic
Asparagine	ASN asparagine synthetase	<i>ASN 1</i>	At3g47340	Cytosolic
		<i>ASN 2</i>	At5g65010	Cytosolic
		<i>ASN 3</i>	At5g10240	Cytosolic



**Аспарагин – амид с высоким удельным содержанием азота: на четыре атома С – два атома N...**



## «Добыча» азота растением – очень дорогой процесс...



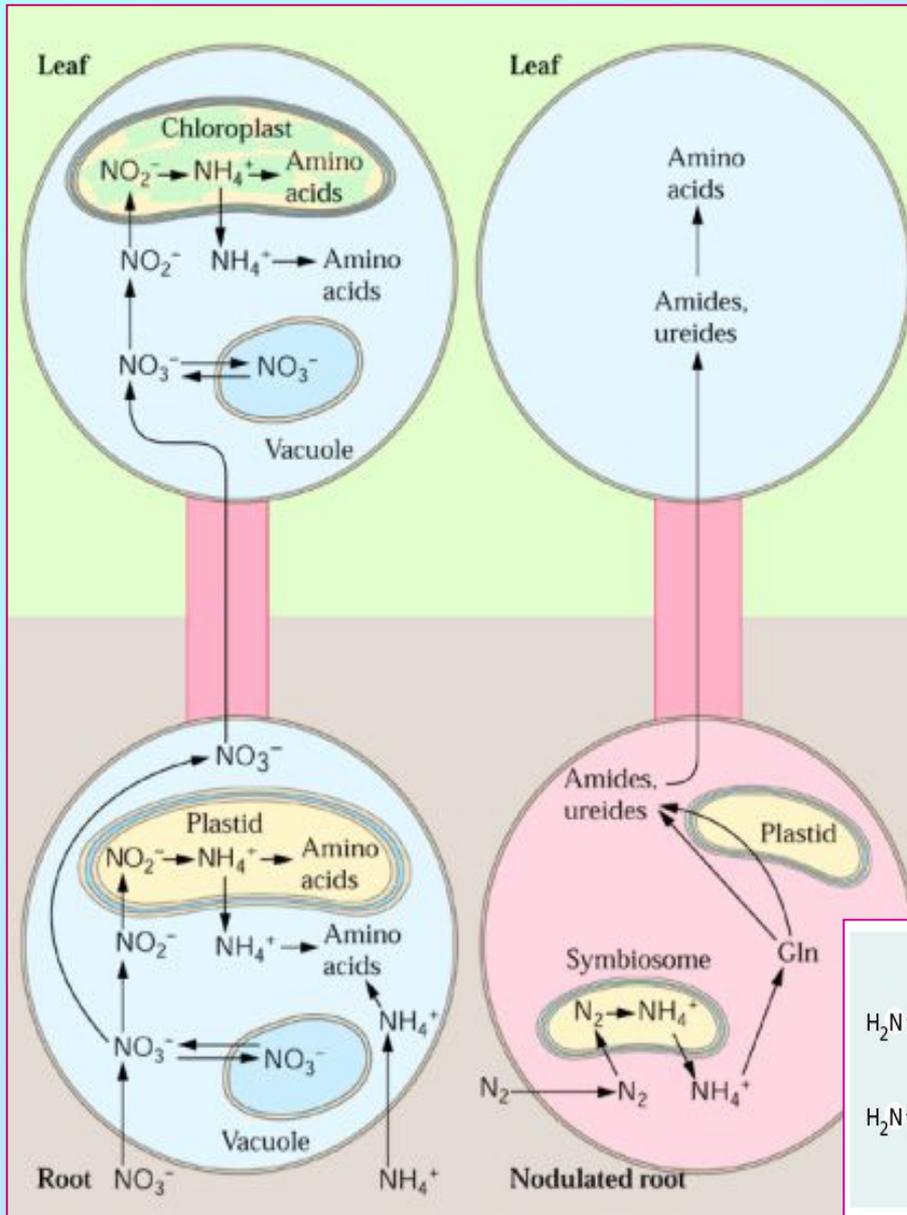
На один атом ассимилированного азота идет минимум 12 АТФ.  
(атмосферного – 16 АТФ). Не считая НАД(Ф)Н и ферредоксинов..

На этот процесс растения тратят до четверти своего энергетического запаса, хотя азот обычно составляет не более 2% от сухой массы растения...

Основная часть энергии используется в хлоропластах за счет фотосинтеза.

**Фотоассимиляция** – процесс сопряжения ассимиляции элементов питания (азот, сера) с ЭТЦ фотосинтеза. Фотоассимиляция азота конкурирует с ассимиляцией углекислоты (циклом Кальвина). В то же время при недостатке  $\text{CO}_2$  это еще один вариант защиты фотосинтетического аппарата от перевосстановления...

# Транспорт азота осуществляется различными соединениями

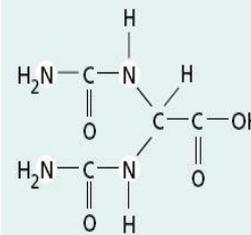


Только у травянистых растений транспорт азота может осуществляться в виде  $\text{NO}_3^-$ .

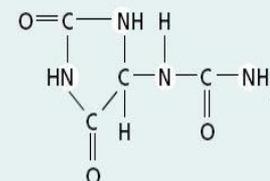
В других случаях:

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

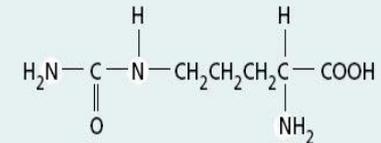
**При симбиотической азотфиксации** – амиды (аспарагин и глутамин) и уреиды. Причем, у растений умеренных широт (горох, клевер, кормовые бобы, чечевица) – амиды, у тропических (соя, фасоль, арахис) уреиды.



Allantoic acid

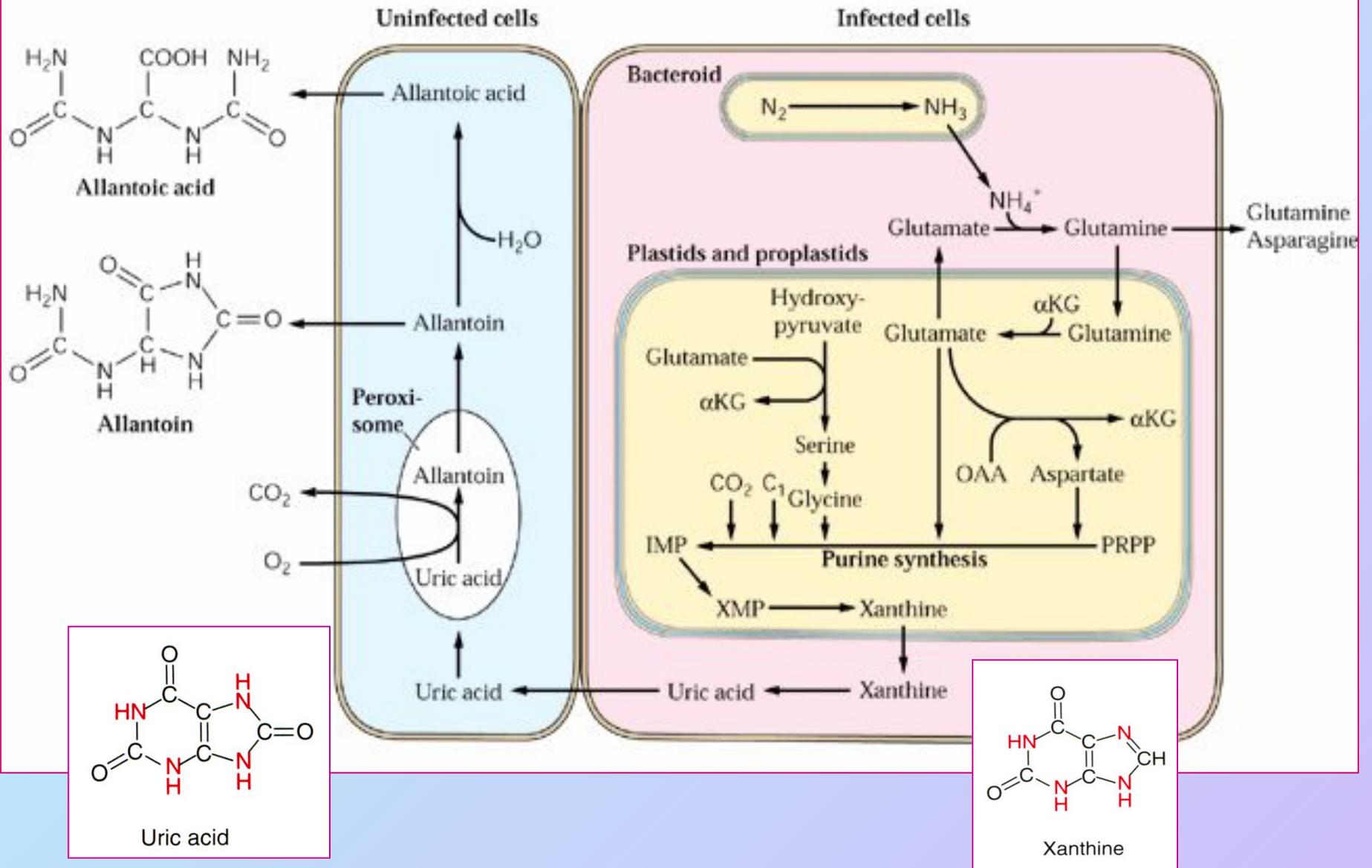


Allantoin

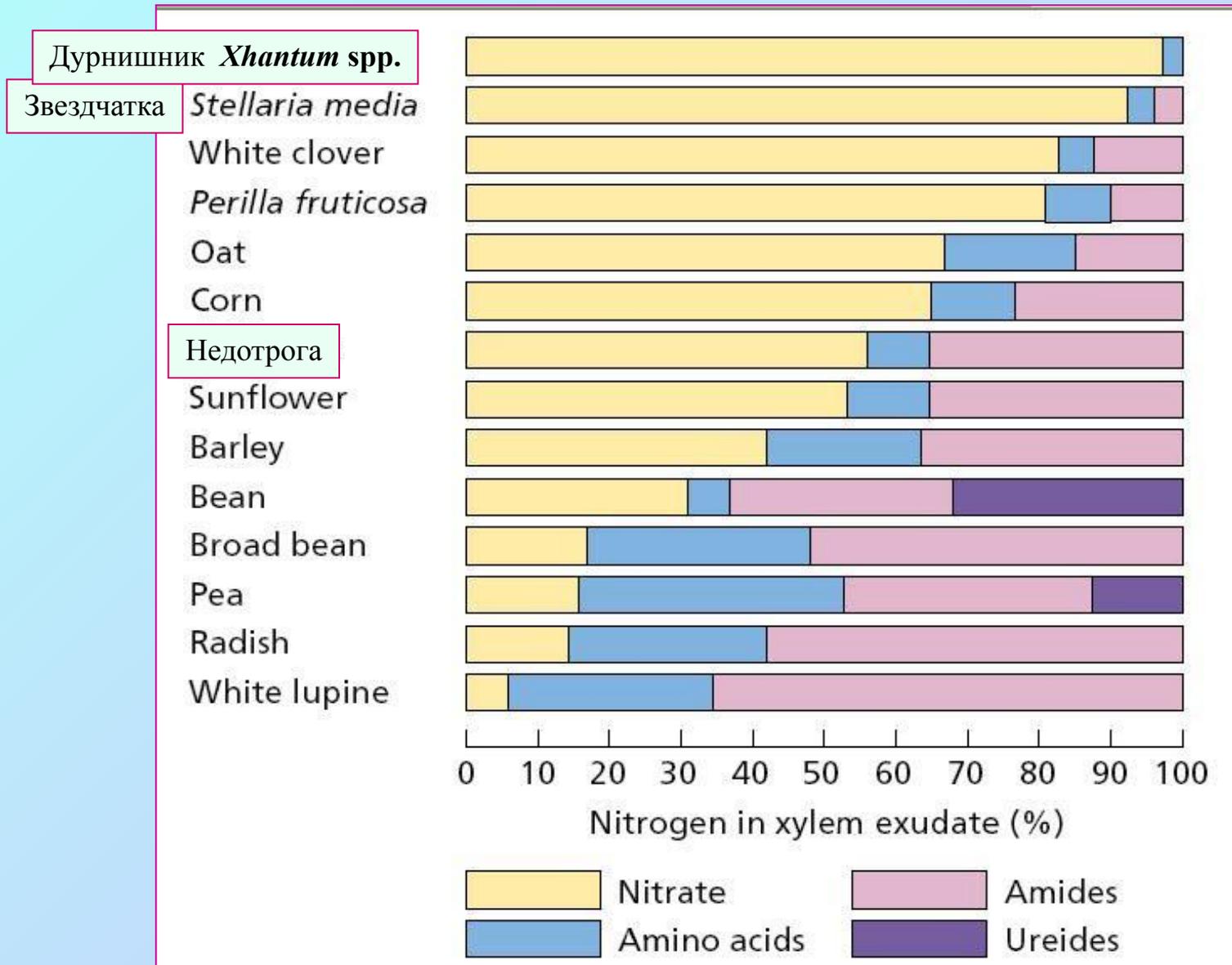


Citrulline

# Включение азота в органические соединения при азотфиксации



## Относительное содержание нитратов и других азотсодержащих соединений в ксилемном экссудате.



# Сера, в отличие от азота, «работает» в разных степенях окисления

TABLE 2. EXAMPLES OF ORGANIC SULFUR COMPOUNDS IN PLANTS			
Form of Sulfur	General Structure	Example	Structure
Thiols	RSH	<b>cysteine</b> (others- coenzyme A, reduced glutathione, protein thiols)	
Disulfide	RSSR	<b>cystine</b> (others- oxidized glutathione, protein disulfides)	
Thioethers	R <sub>1</sub> SR <sub>2</sub>	<b>methionine</b> (others- biotin, thiamine pyrophosphate)	
Sulfoxides	R <sub>1</sub> SOR <sub>2</sub>	<b>methionine sulfoxide</b> (others- allicin the onion flavor compound)	
Methylsulfonium	(H <sub>3</sub> C)S <sup>+</sup> (R) <sub>2</sub>	<b>S-adenosylmethionine</b> (others- dimethyl- sulfoniopropionate, S-methylmethionine)	
Sulfate Esters		<b>choline-O-sulfate</b> (others- sulfated brassinosteroids)	
Sulfamates	R=N-O-SO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	<b>glucosinolate-</b> flavor compound of Brassica	
Sulfonic Acids		<b>cysteic acid</b> (others- sulfoquinovosyl diacylglycerol)	



## Восстановление сульфатов. Основные ферменты.

**1. АФС-сурфурилаза:**  $\text{SO}_4^{2-} + \text{ATP} = \text{APS} + \text{PP}_i$  Реакция термодинамически не выгодна..  
Две изоформы. Основная – пластидная (85 – 90% всей активности),  
Минорная – цитозольная. Тетрамеры, каждая субъединица по 50 kDa.  $K_m$  0,04  $\mu\text{M}$  (!)

**2. АФС–сульфотрансфераза = АФС-редуктаза.**

Тиолзависимая оксидо-редуктаза с редуказным доменом, гомологичным ФАФС-редуктазам бактерий и глутаредоксинным доменом на С-конце

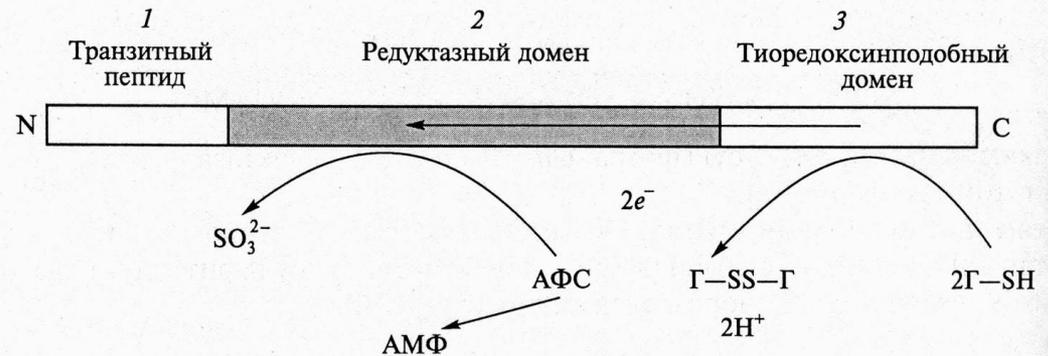
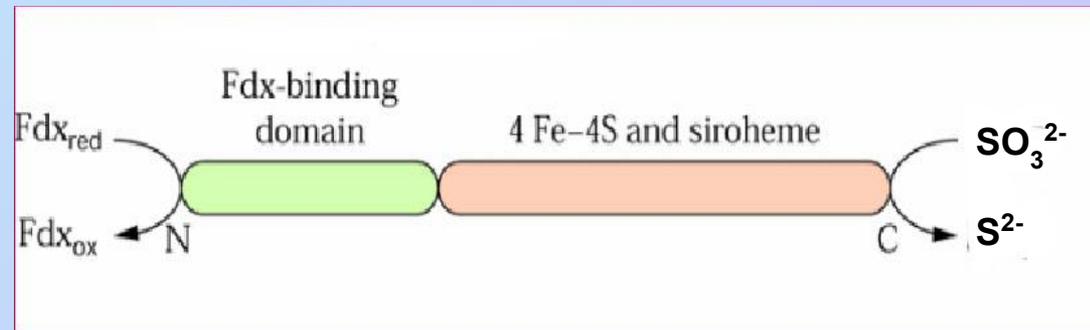


Рис. 6.50. Схема строения и работы АФС-редуктазы.

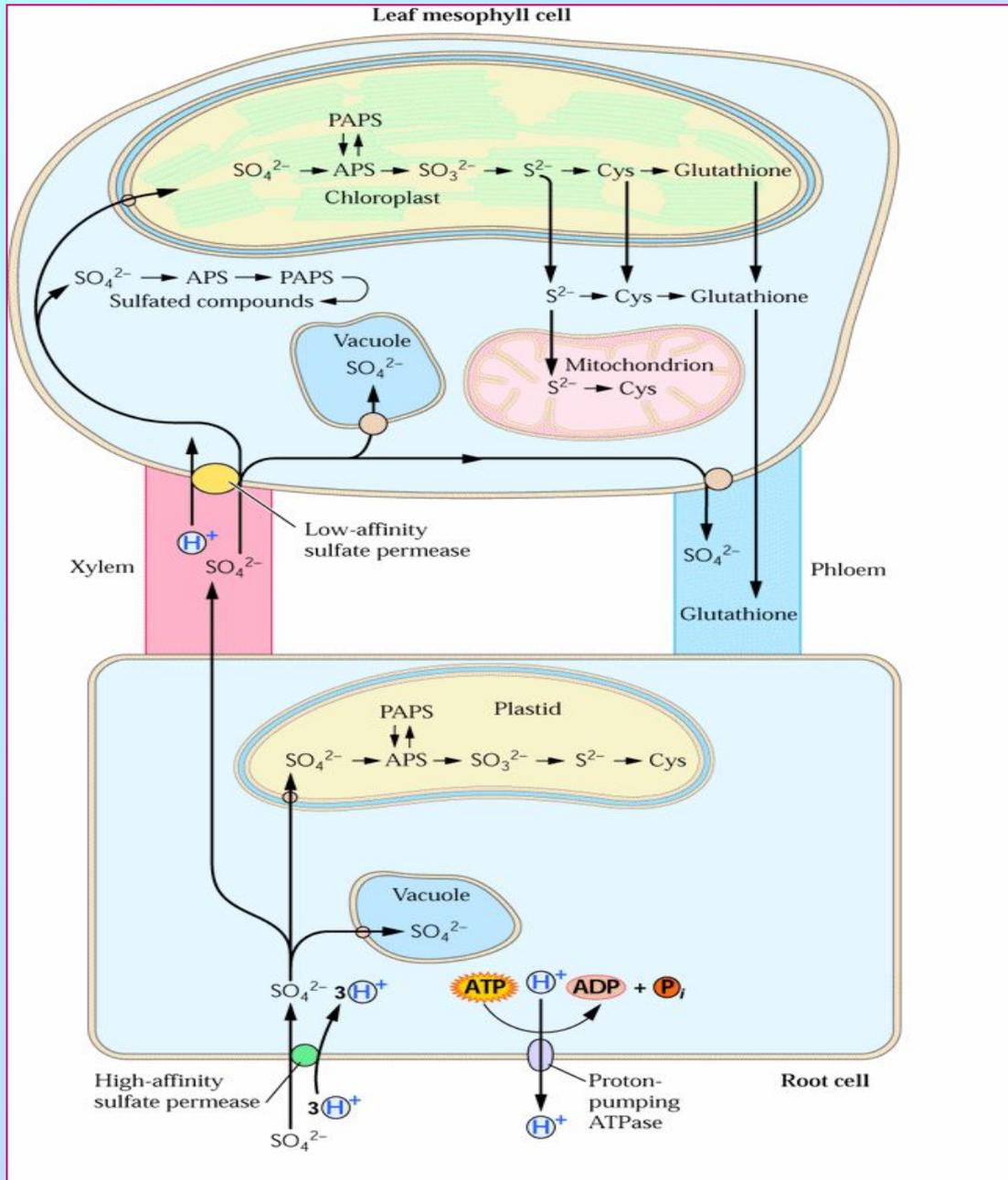
**3. Сульфитредуктаза.**

Весьма похожа на нитритредуктазу (но нет FAD). Гемопротейн, состоит из двух или четырех субъединиц по 64–71 kDa. Каждая субъединица имеет сирогем и 4Fe-4S-кластер.  $K_m$   $\text{SO}_3^{2-} = 10 \mu\text{M}$



Восстановление серы – тоже весьма «дорогой» процесс. Поэтому как правило проходит в листьях и использует продукты фотосинтеза - фотоассимиляция...

# Обмен серы в растении



# Поглощение ионов корнем

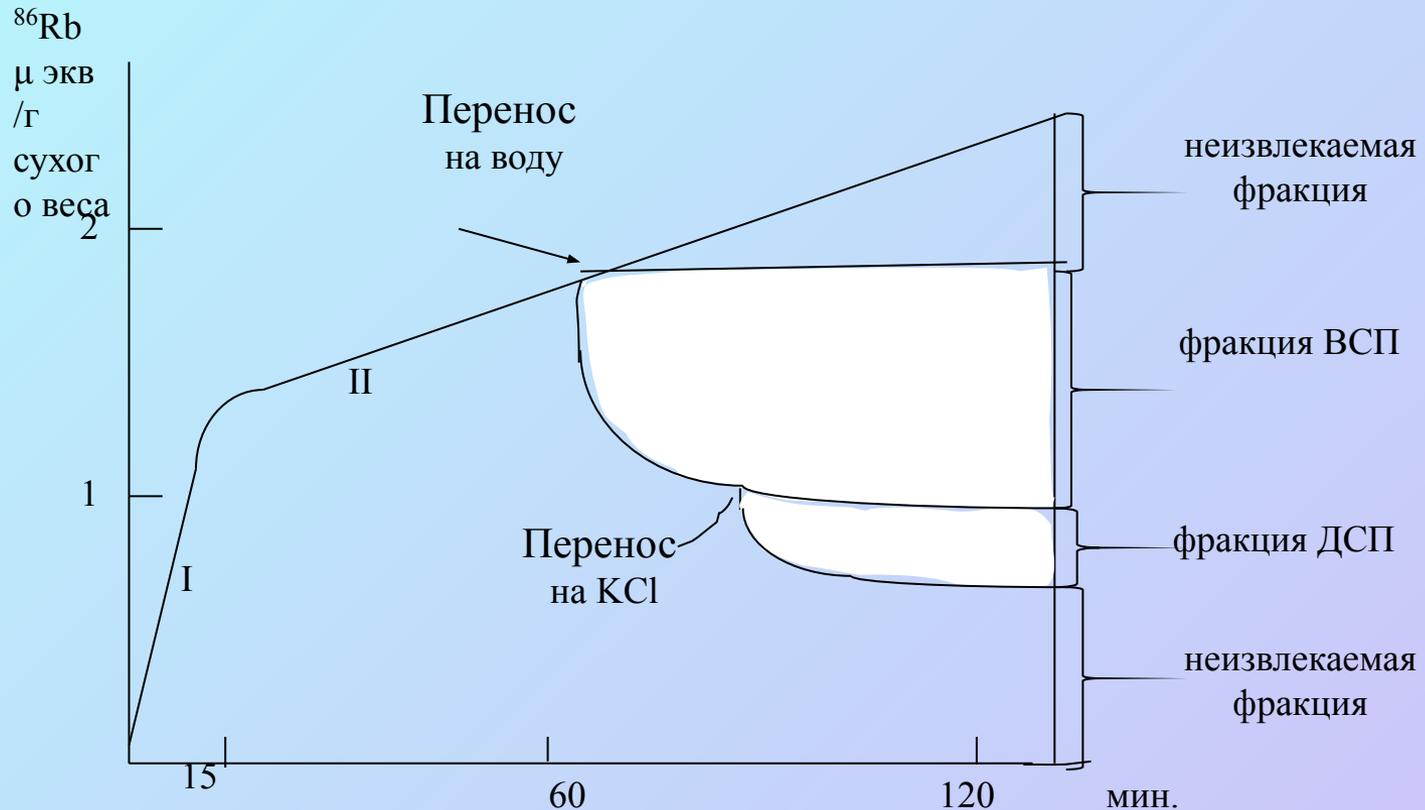
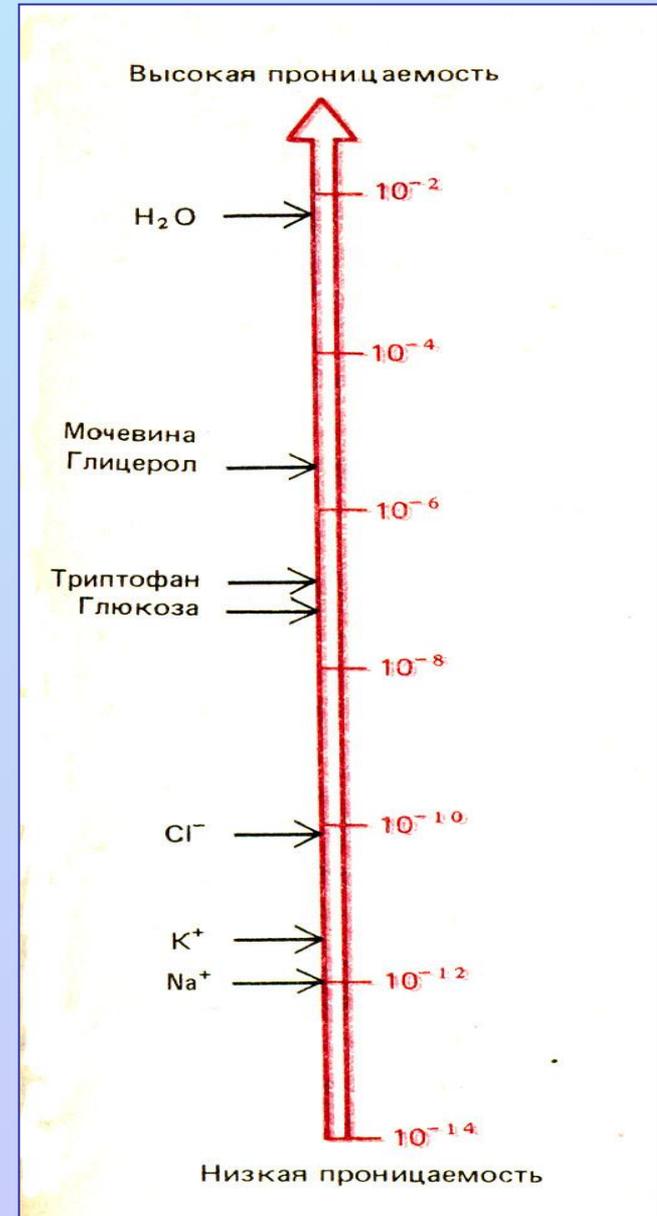
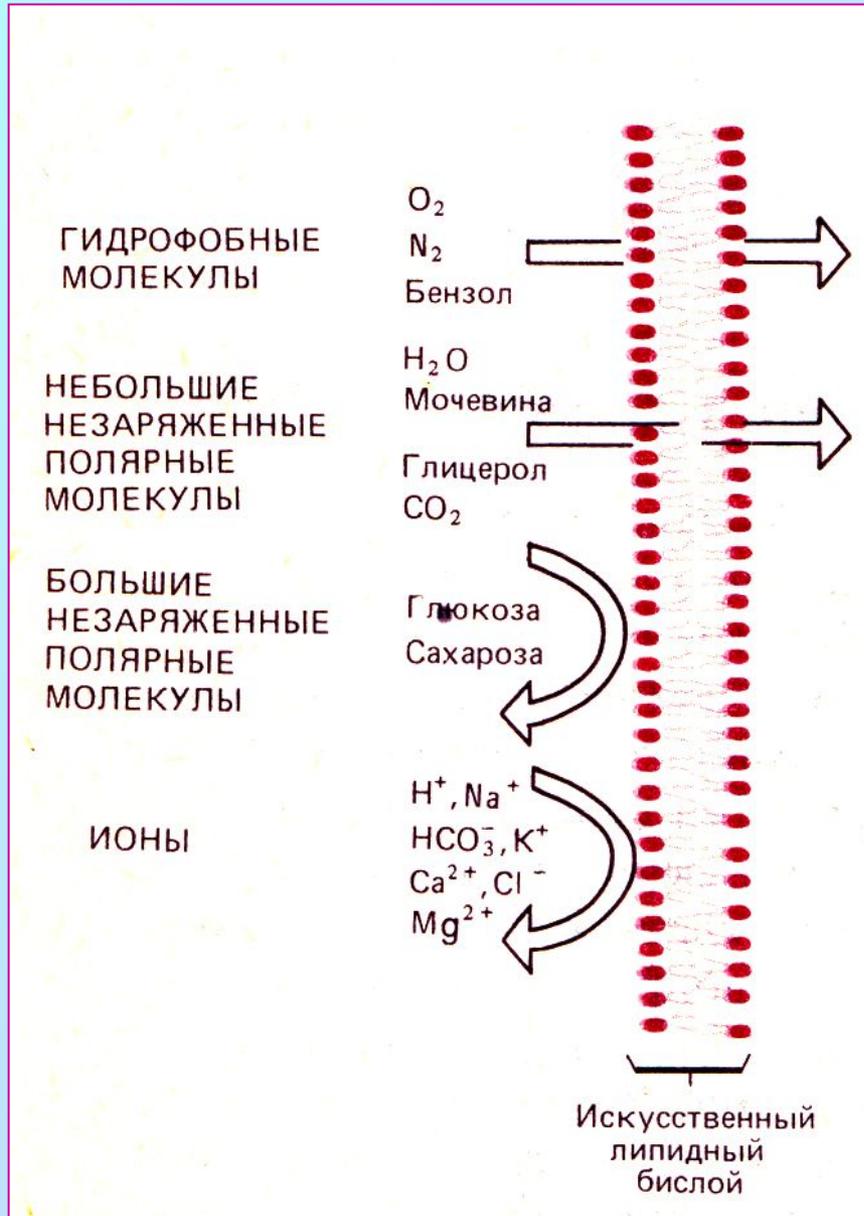


Рис. VI.10. Поглощение  $\text{K}^+$  (использован его аналог  $^{86}\text{Rb}^+$ ) и его выход из свободного пространства корней кукурузы (по Sutcliffe a. Baker, 1974 из Baker a. Hall, 1988). ВСП – водное свободное пространство; ДСП – доннановское свободное пространство.

# Проницаемость биологических мембран



**Поступление в клетку.  
Перенос через плазмалемму.**

- 1. Электрофизиологический подход**
- 2. Кинетический подход**
- 3. Молекулярно биологический подход**

## Электрофизиологический подход

**Потенциал Нернста может быть использован, чтобы установить тип транспорта: активный или пассивный?**

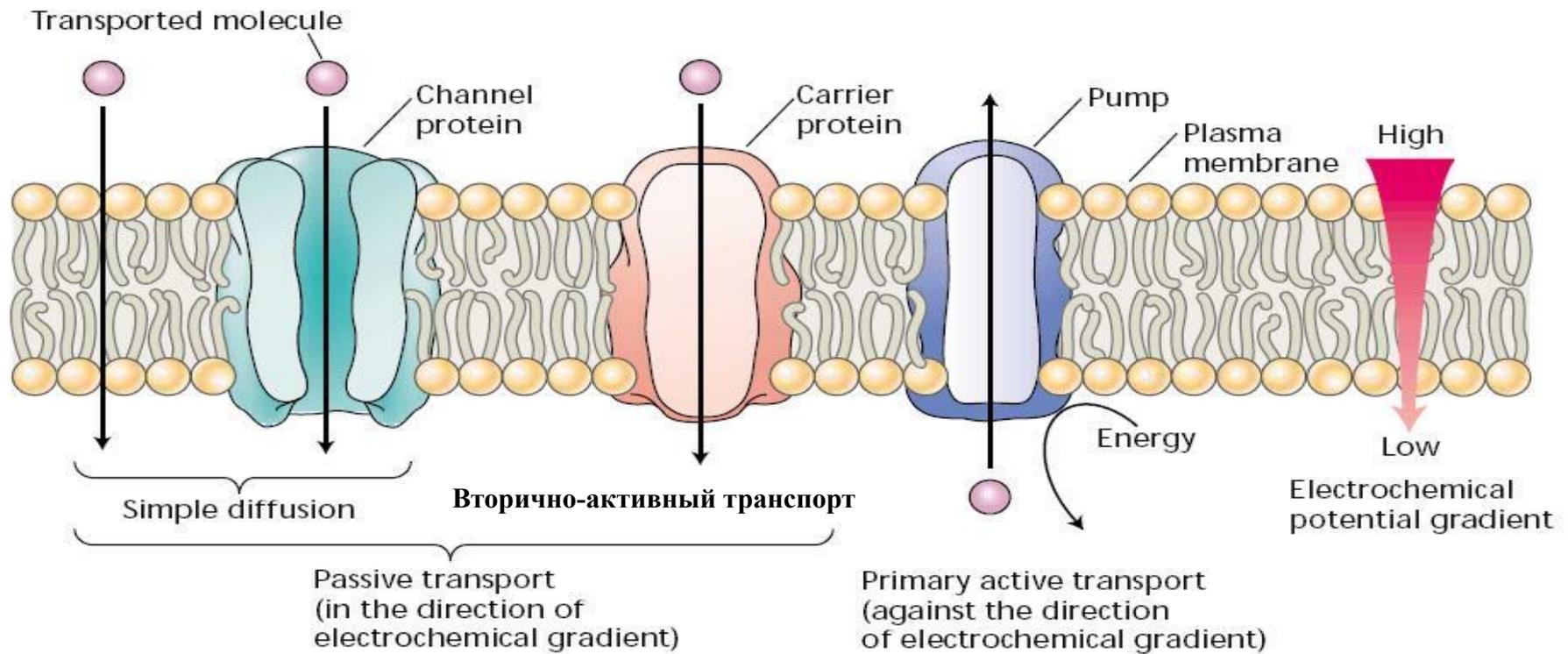
$$\mu = \mu_0 + RT \ln a + zFE$$

**$\mu$  - электрохимический потенциал**

Электрофизиологический подход позволяет предсказать тип транспорта.

- **Пассивный транспорт** – движение иона через мембрану в сторону его меньшего электрохимического потенциала.
- **Активный транспорт** - перемещение иона через мембрану в сторону его более высокого электрохимического потенциала.

## Варианты транспортных процессов через мембрану



**Три класса мембранных транспортных белков: каналы, переносчики и насосы.**

**Каналы и переносчики** осуществляют пассивный транспорт через мембрану за счет простой или «принудительной» («вторично-активный транспорт») диффузии соответственно по градиенту электрохимического потенциала.

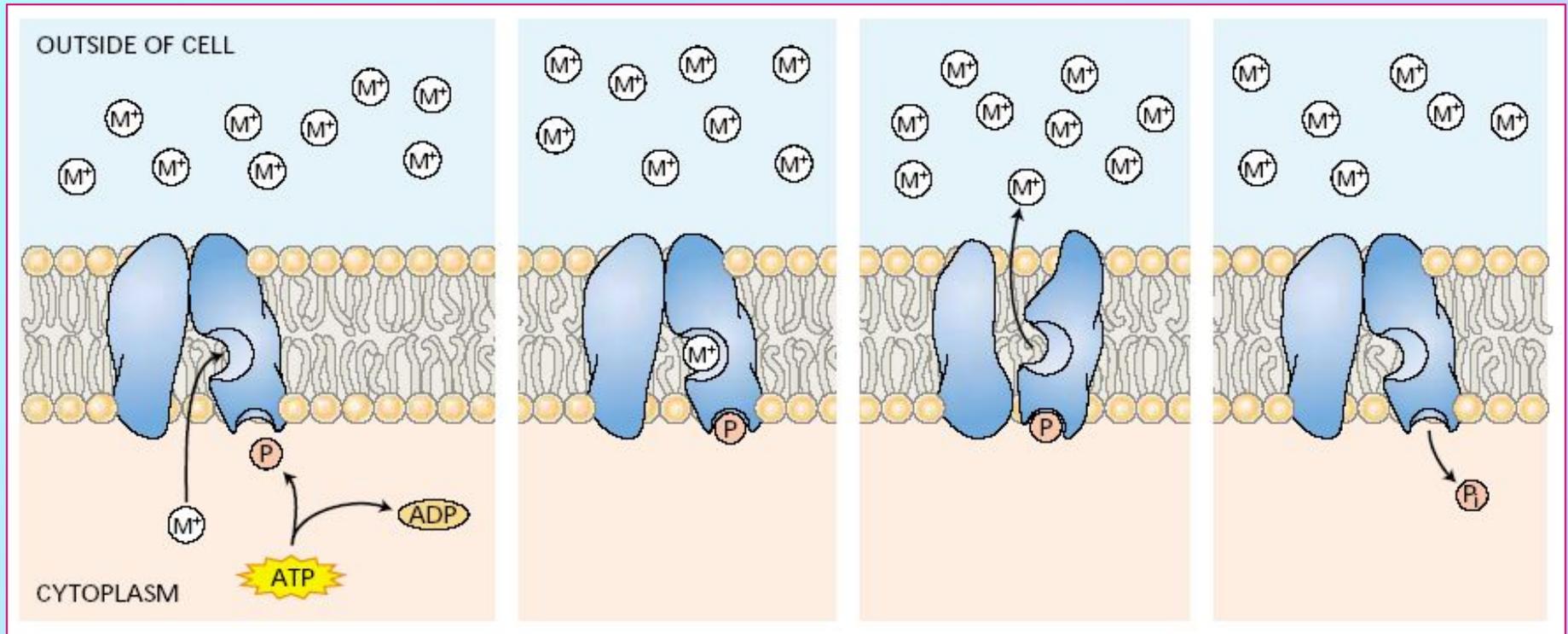
**Каналы** работают как специфичные регулируемые (открыт – закрыт) мембранные поры.

**Переносчики** связывают транспортируемые молекулы на одной стороне мембраны и высвобождают на другой, при этом если в процессе участвует сопрягающий ион (протон), переносчики осуществляют «вторично активный» транспорт:  $\Delta\mu_{H^+}$  обеспечивает транспорт веществ против градиента их концентрации .

**Насосы** осуществляют первично-активный транспорт - они переносят ионы против градиента их концентрации используя для этого энергию гидролиза АТФ непосредственно.

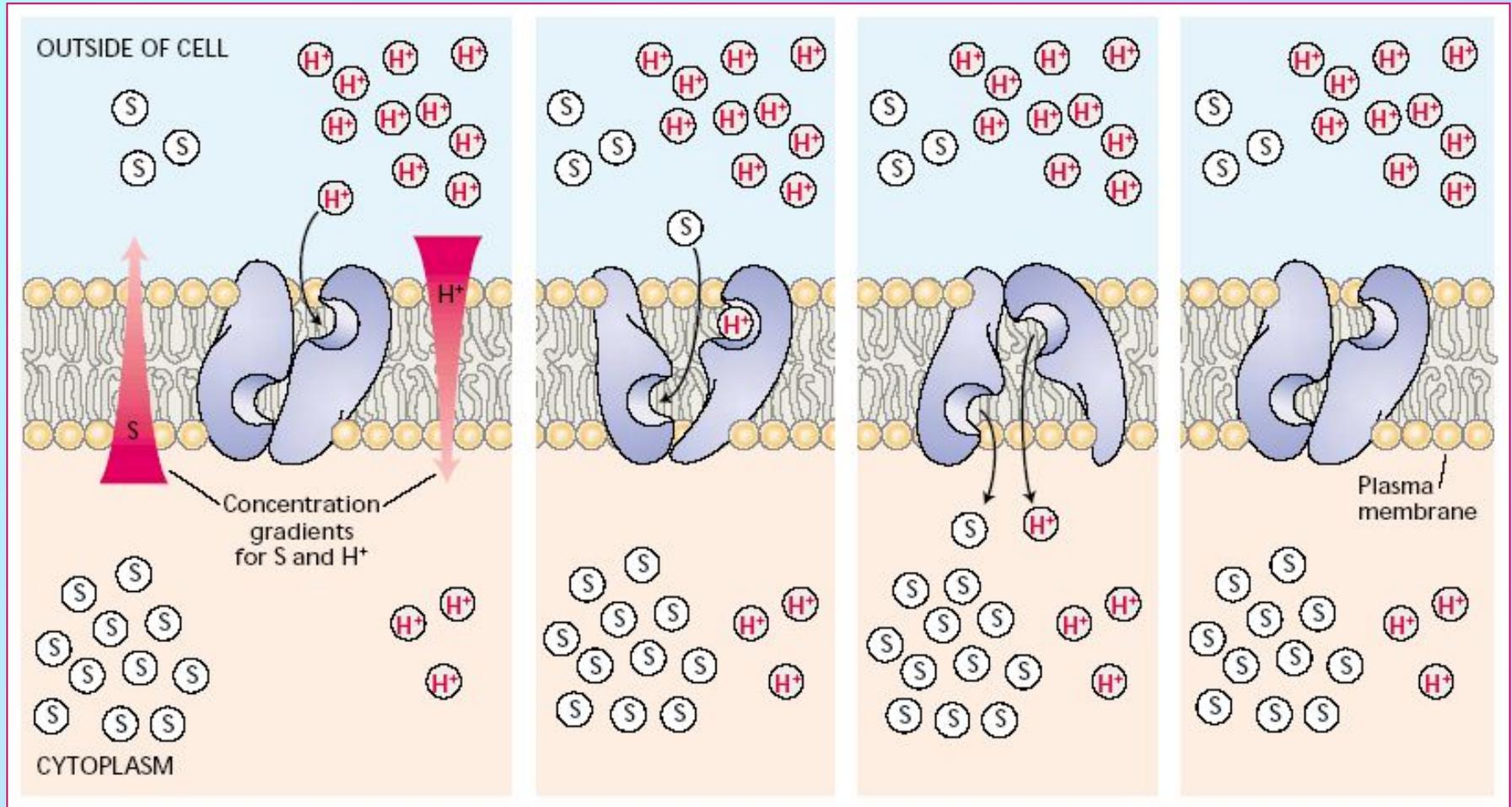
## Модель первично-активного транспорта.

Насосы (помпы) – используют для транспорта АТФ «напрямую»

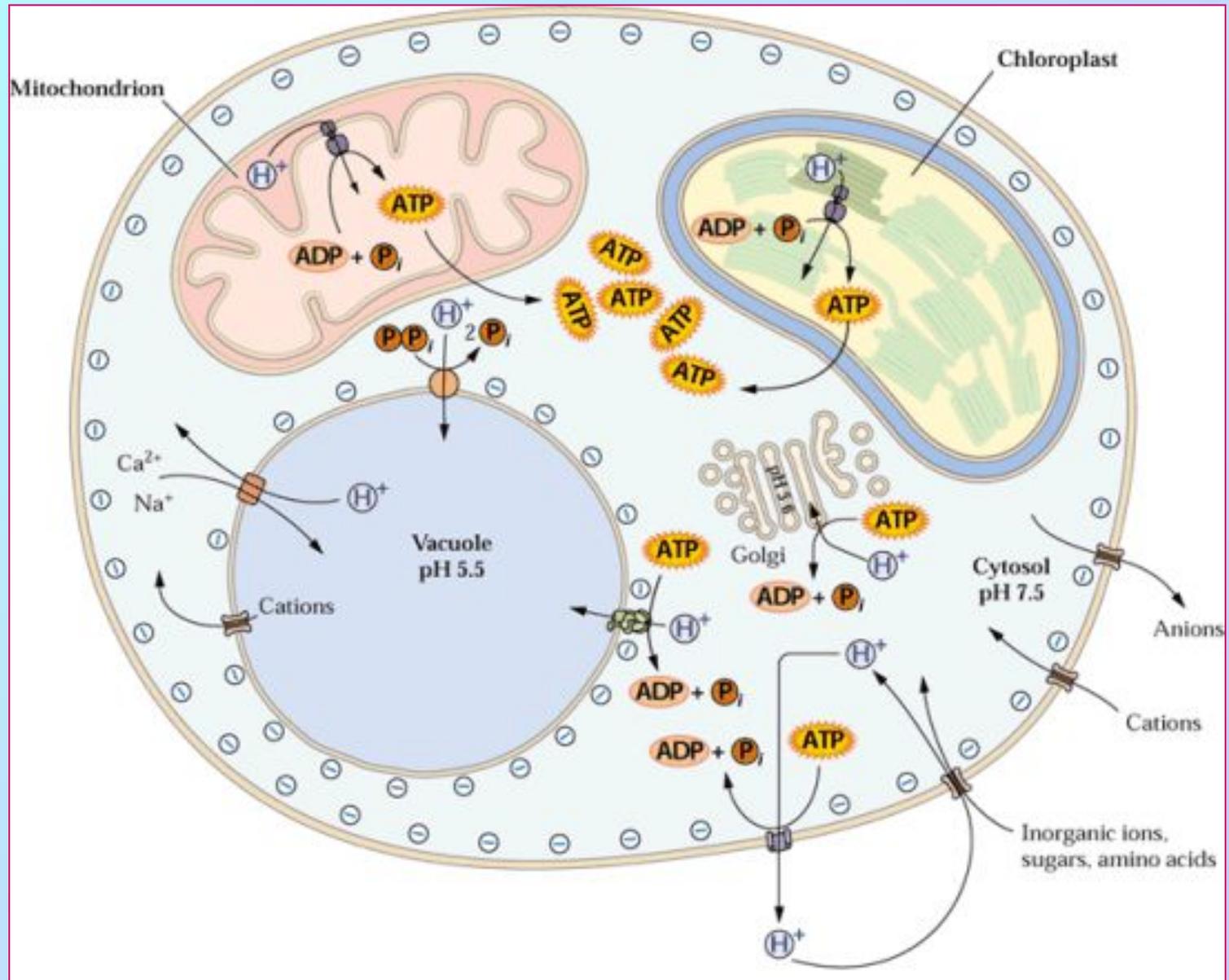


## Модель вторично-активного транспорта.

Переносчики (транспортеры). Используют энергию протонного (или  $\text{Na}^+$ ) градиента



# Принципиальная схема транспортных процессов растительной клетки



## Если бы все транспортировалось пассивно...

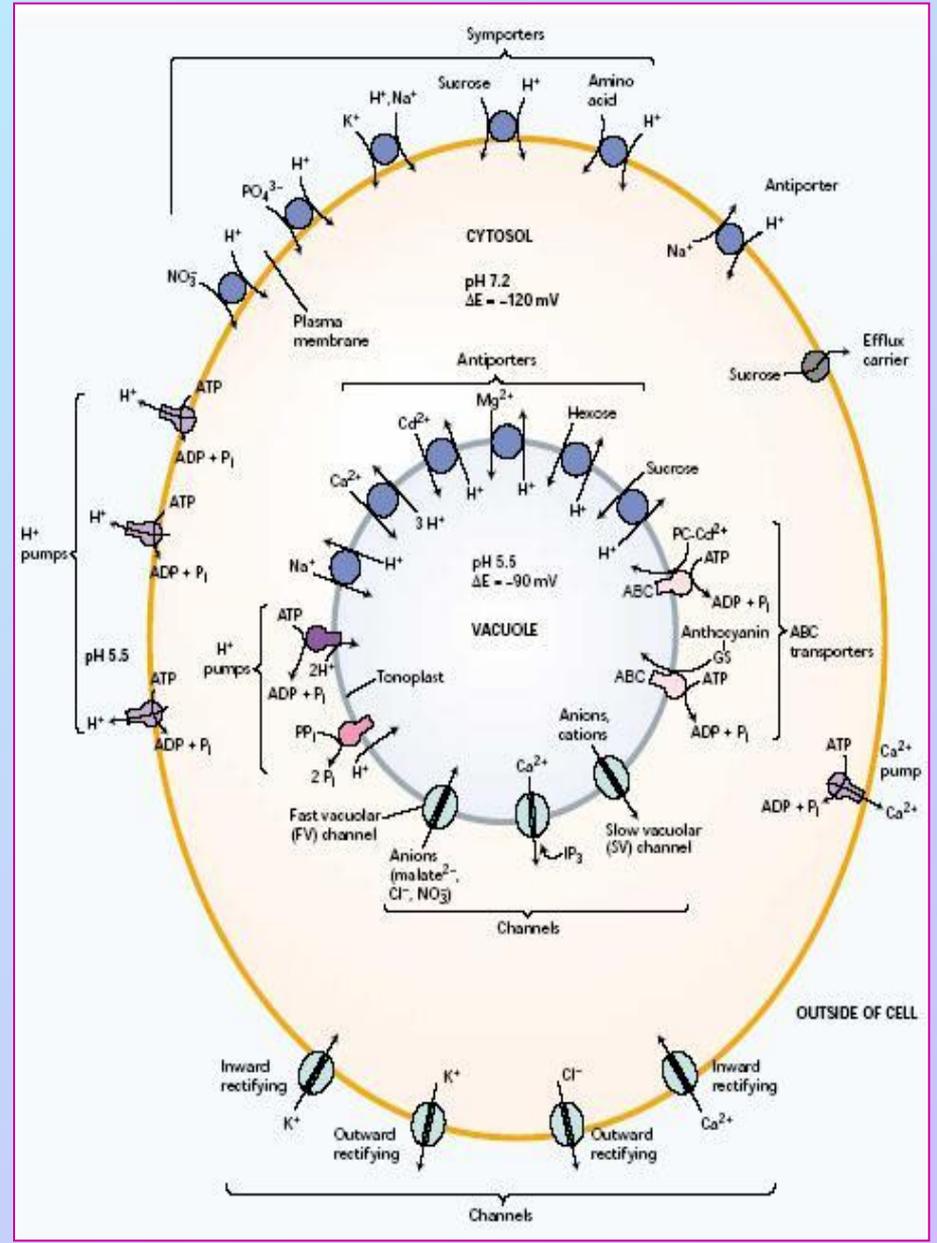
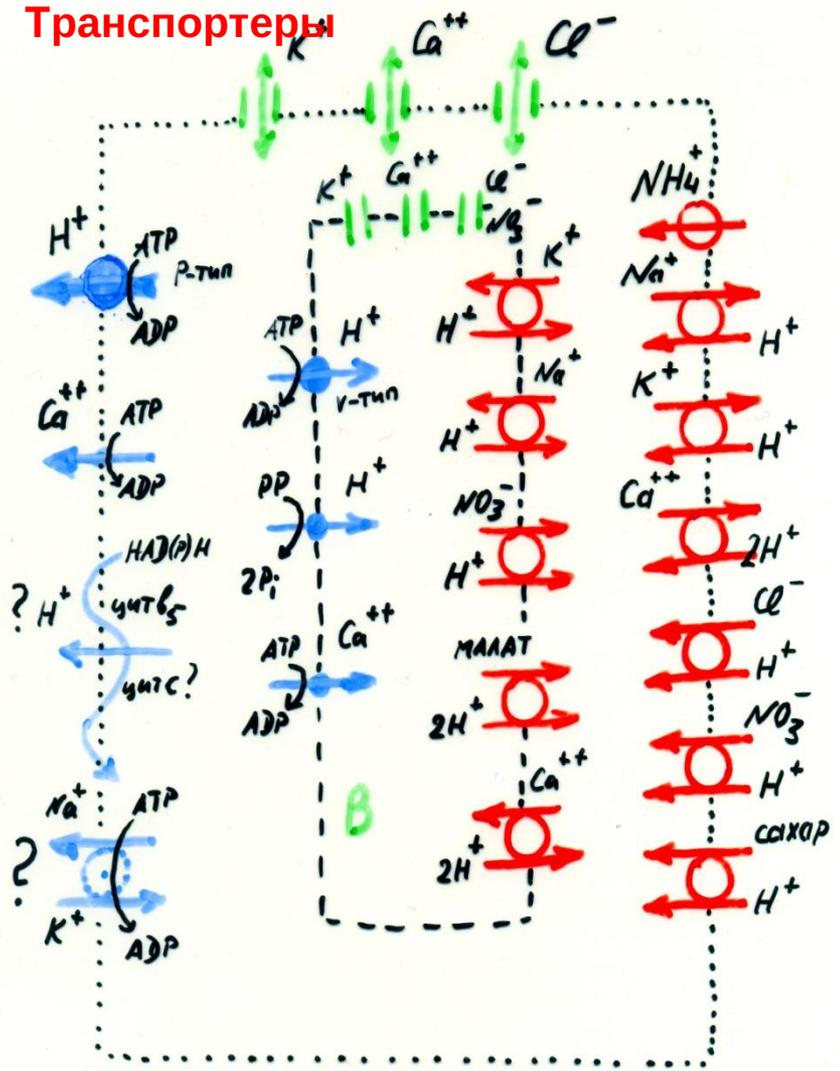
Измеренные и предсказанные как равновесные концентрации ионов (mM) в тканях корней гороха (*P. sativum*), имеющих мембранный потенциал -110 мВ (по Higinbotham et al., 1967)

Катион	Концентрация в растворе ( $C_{out}$ )	Внутренняя концентрация ( $C_{in}$ )	
		рассчитанная	измеренная
$K^+$	1	74	75
$Na^+$	1	74	8
$Mg^{2+}$	0,25	1340	3
$Ca^{2+}$	1	5360	2
<b>Анион</b>			
$NO_3^-$	2	0,0272	28
$Cl^-$	1	0,0136	7
$H_2PO_4^-$	1	0,0136	21
$SO_4^{2-}$	0,25	0,00005	19

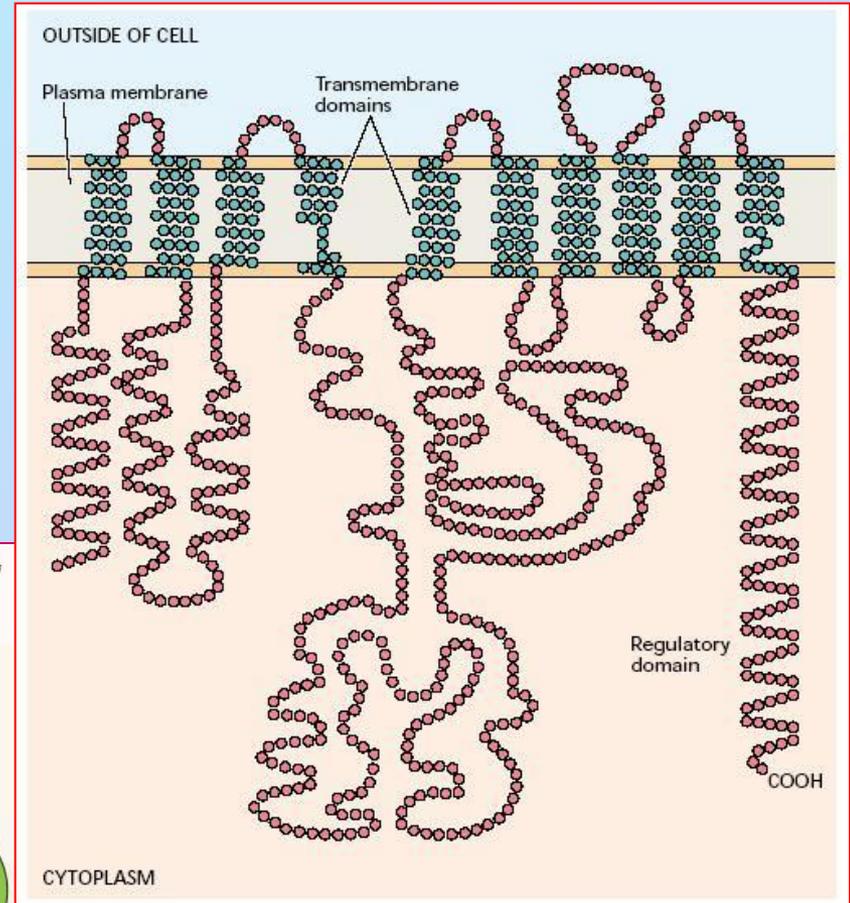
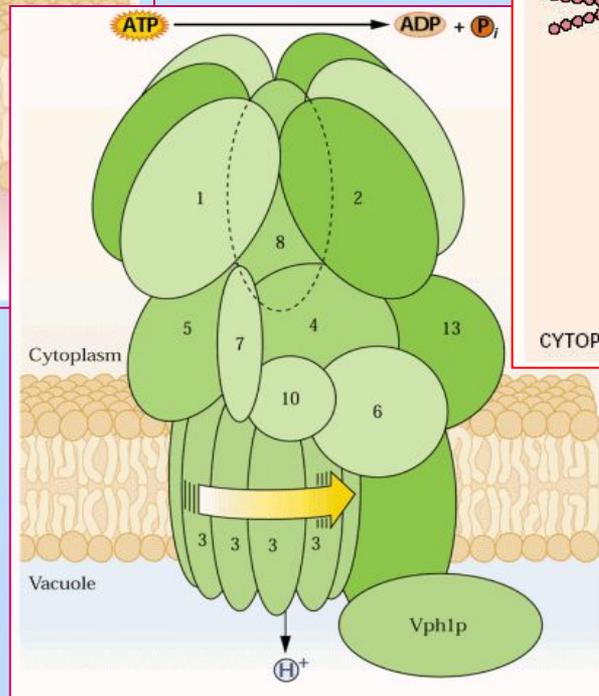
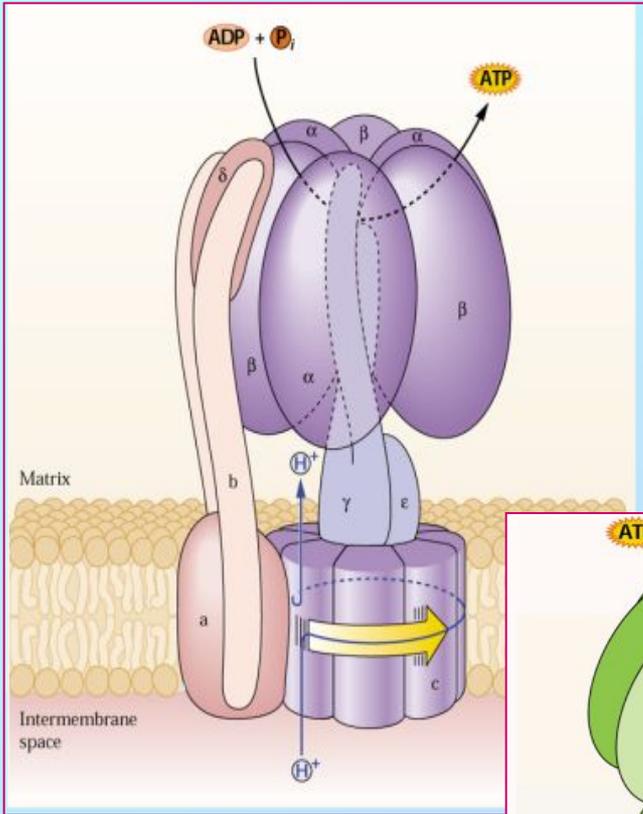
# Схема транспортных систем растительной клетки

**Насосы**  
**Транспортеры**

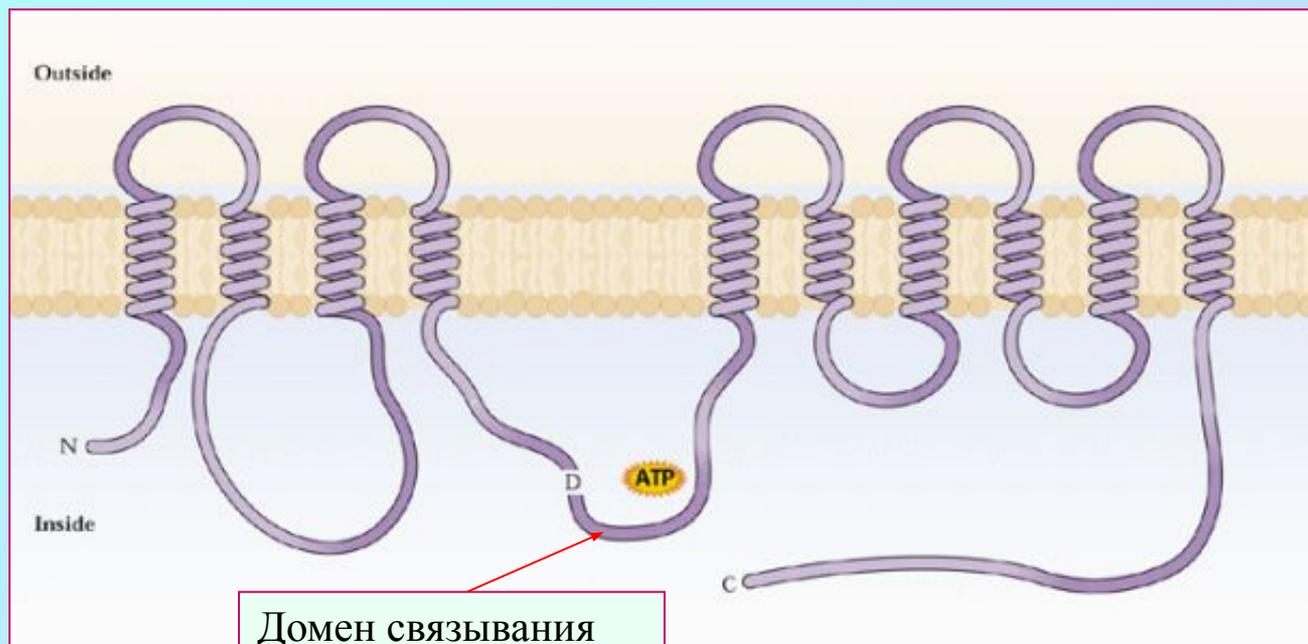
**Каналы**



# Три типа АТФ-аз растительной клетки: F-, р- и V-типа



## Структура белка Н-АТФазы плазмалеммы



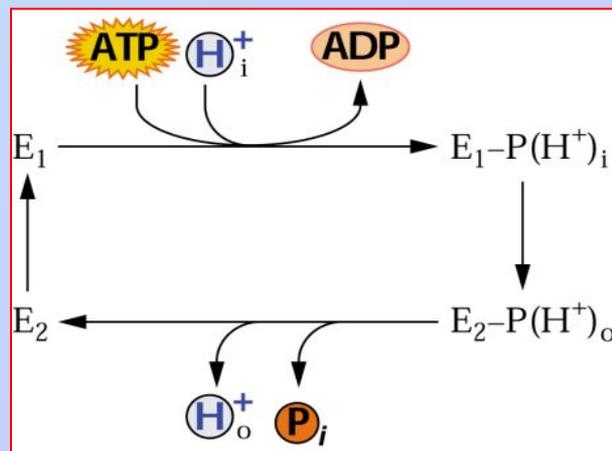
Один полипептид  
100 – 106 кДа

Домен связывания  
Mg-АТФ

**E1 связывает H (in)**

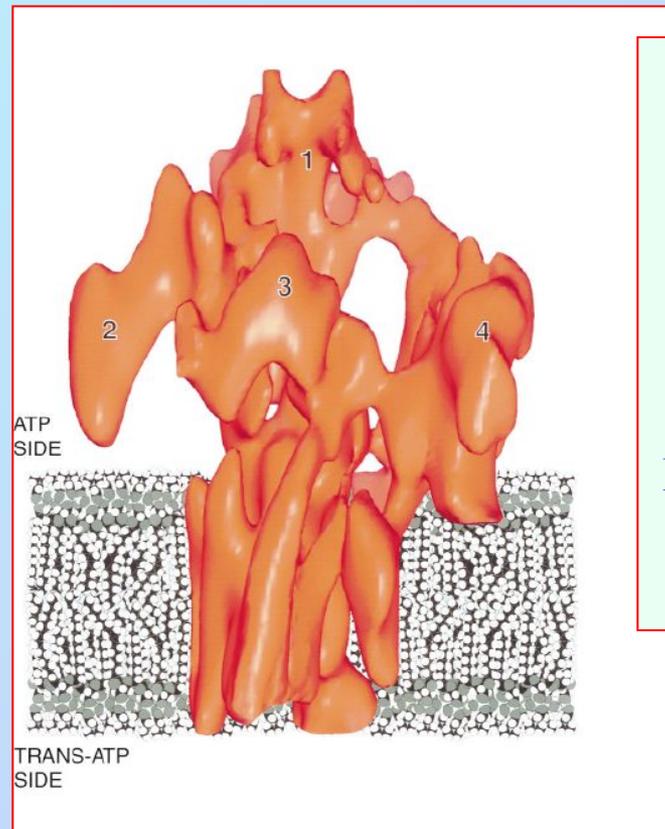
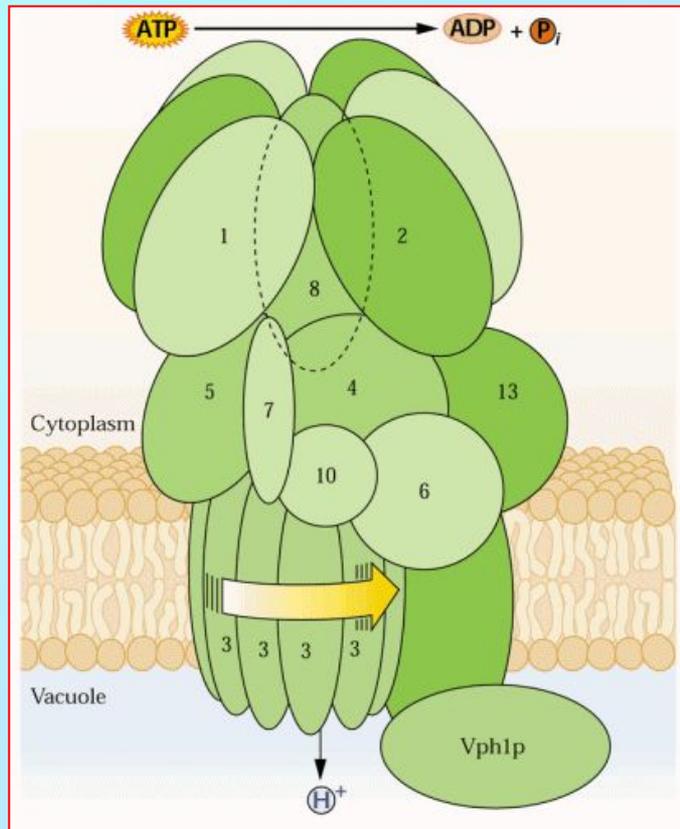
**E2 освобождает H (out)**

**Стехиометрия переноса:  
1 АТФ : 1 H<sup>+</sup>**





## Н-АТФаза тонопласта (V – типа)

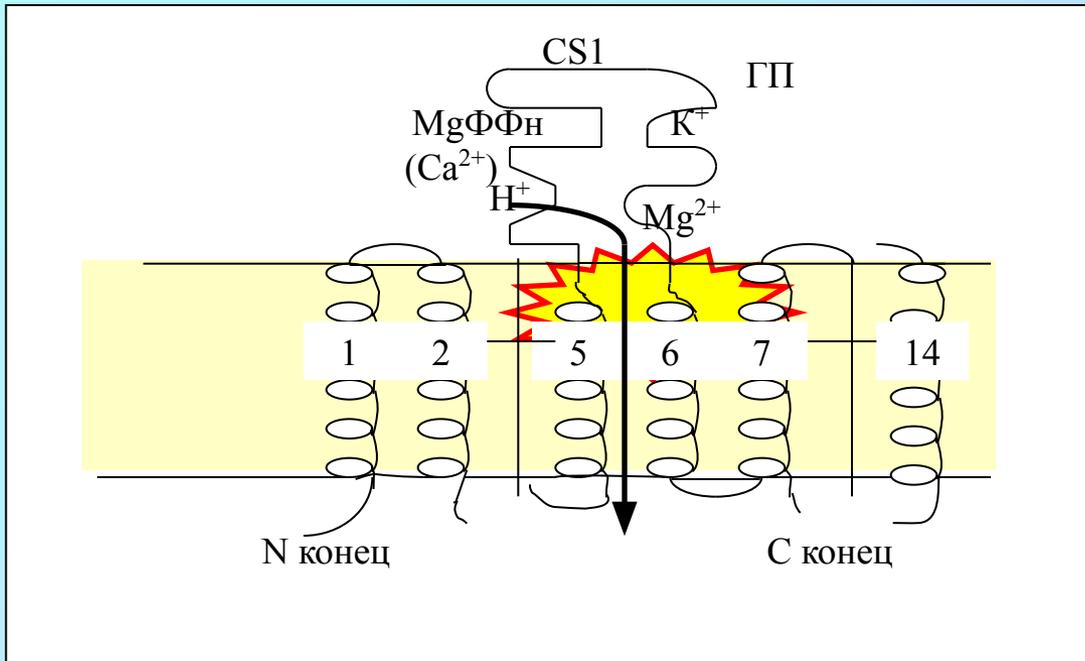


Весьма  
похожа на  
H<sup>+</sup>-АТФ-зу  
архей...

Для нее и  
H<sup>+</sup>-АТФ-зы  
F--типа есть  
Na<sup>+</sup> –  
аналоги...

- 3 каталитических центра связывания АТФ, 6-9 субъединиц, связывающих H<sup>+</sup>
- Многомерная структура 70 кДа, 60 кДа, 16 кДа (7-10 субъединиц)
- Анионзависимая (нитрат ингибирует, хлорид стимулирует)
- Нечувствительна к ванадату, азиду, олигомицину
- Зависит от градиента ΔμH<sup>+</sup>

## $H^+$ -пирофосфатаза (дифосфатаза) тонопласта



Стехиометрия переноса:  
1 пирофосфат : 1  $H^+$

- 64 – 67 кДа
- катионзависимая (стимулируется  $K^+$ , ингибируется  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ )
- высокоспецифична к пирофосфату
- зависит от концентрации магния
- зависит от градиента  $\Delta\mu_{H^+}$
- ингибируется сульфгидрильными реагентами

**Ca<sup>2+</sup>-АТФ-за – еще один «насос» плазмалеммы и тонопласта, но совсем с другими функциями**

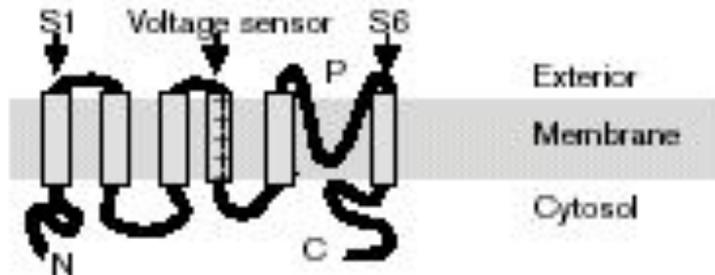


**Ca<sup>2+</sup>АТФазы принадлежат к большому кругу АТФаз Р-типа  
Существуют Ca<sup>2+</sup>АТФазы ПМ, Ca<sup>2+</sup>АТФазы ЭР**

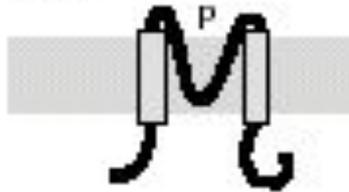
**У растений в отличие от животных Ca<sup>2+</sup>АТФазы ПМ типа локализованы не только на плазмалемме, но и на эндомембранах**

## Транспорт катионов. Типы калиевых каналов растительной клетки.

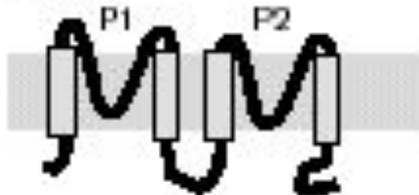
Shaker-type



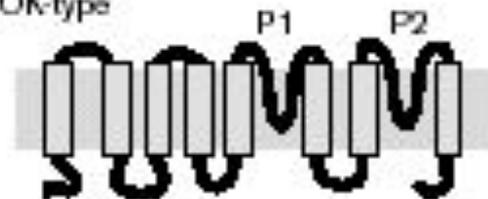
IRK-type



TWIK-type



TOK-type



возможен  
ц-АМФ  
связывающий  
домен

В геноме арабидопсиса обнаружили  
56 генов катионных каналов

$K^+$  каналы *Shaker*-типа:

9 белков.

АКТ 1 (кортекс корня)

КАТ 1 (перицикл, ксилема)

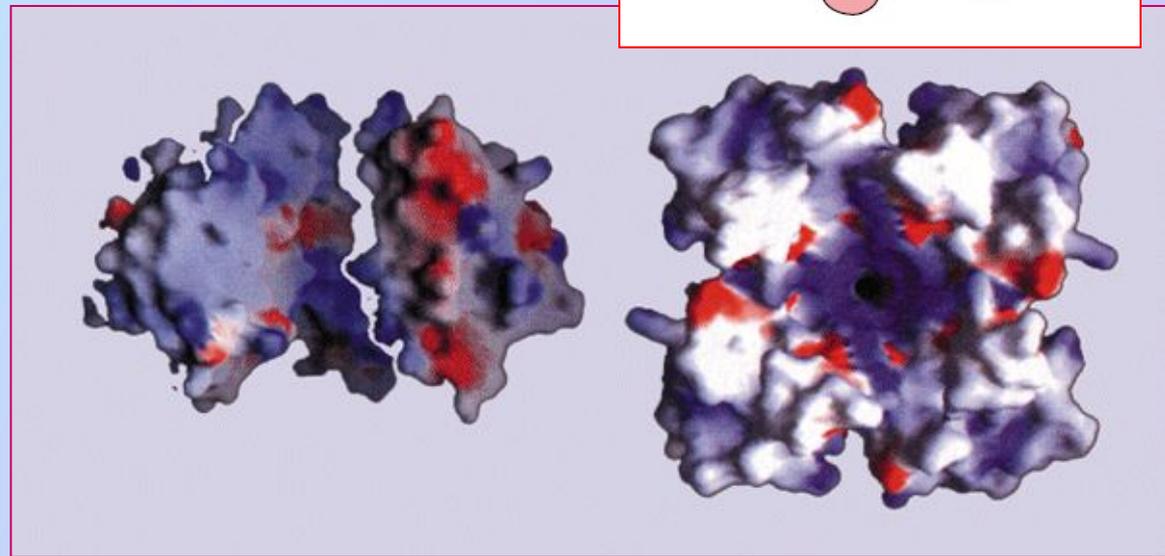
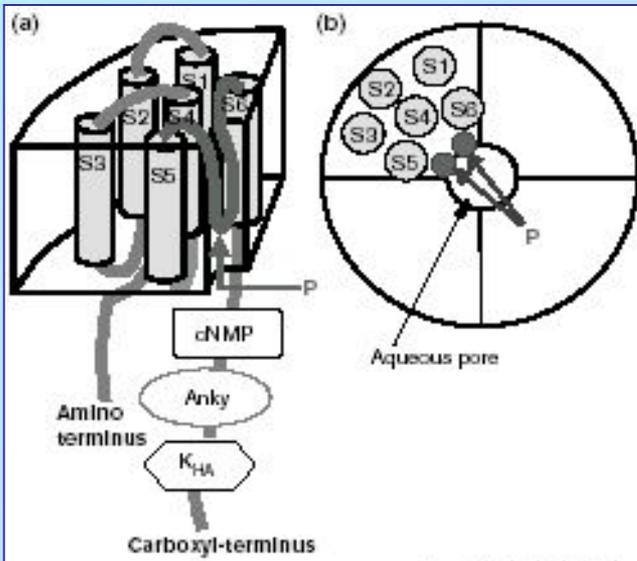
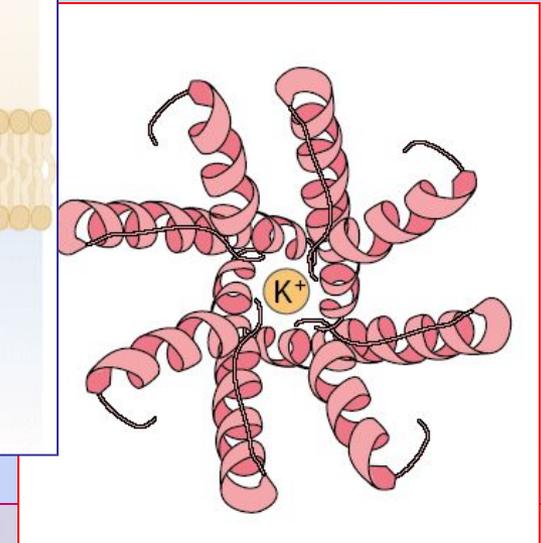
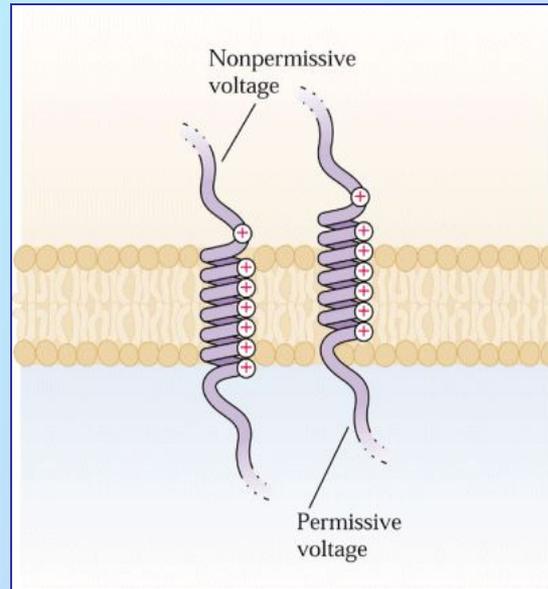
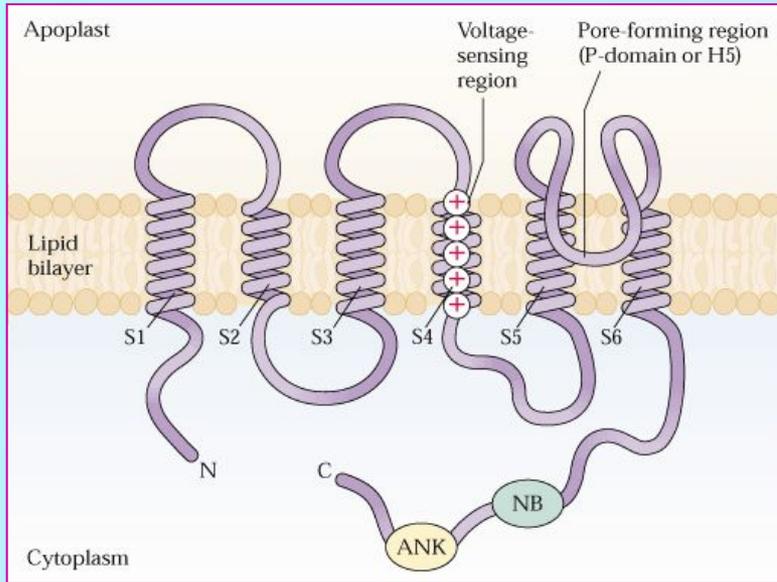
*IRK* - Inwardly-Rectifying  $K^+$   
1 белок

*TWIK* или *TPC* (Tandem of  
P-domains in a Weak Inward-rectifying  
 $K^+$  или Two Pore domain Channel)

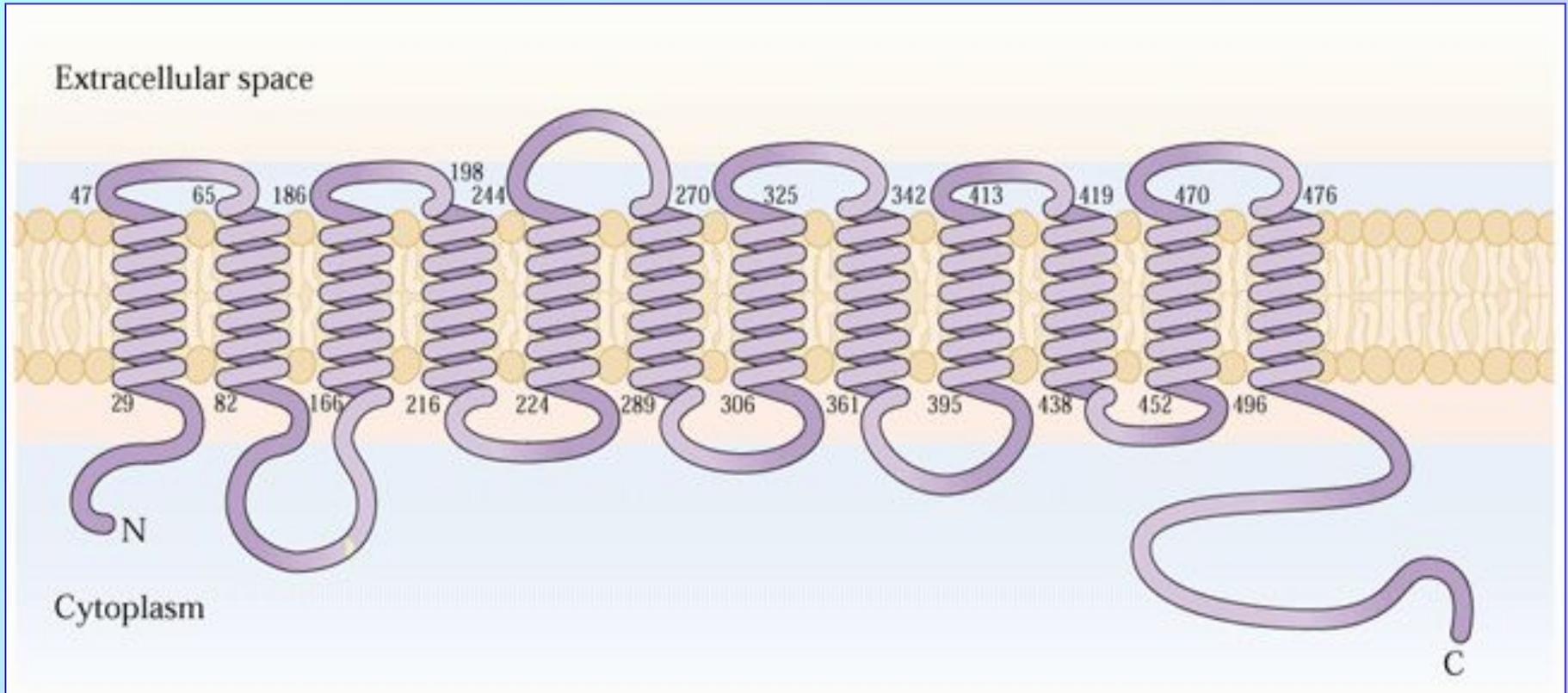
5 белков, из них один -  
 $Ca^{2+}$  активируемый. Находится в  
тонопласте.

*TOK* - Two-pore Outwardly rectifying  
 $K^+$

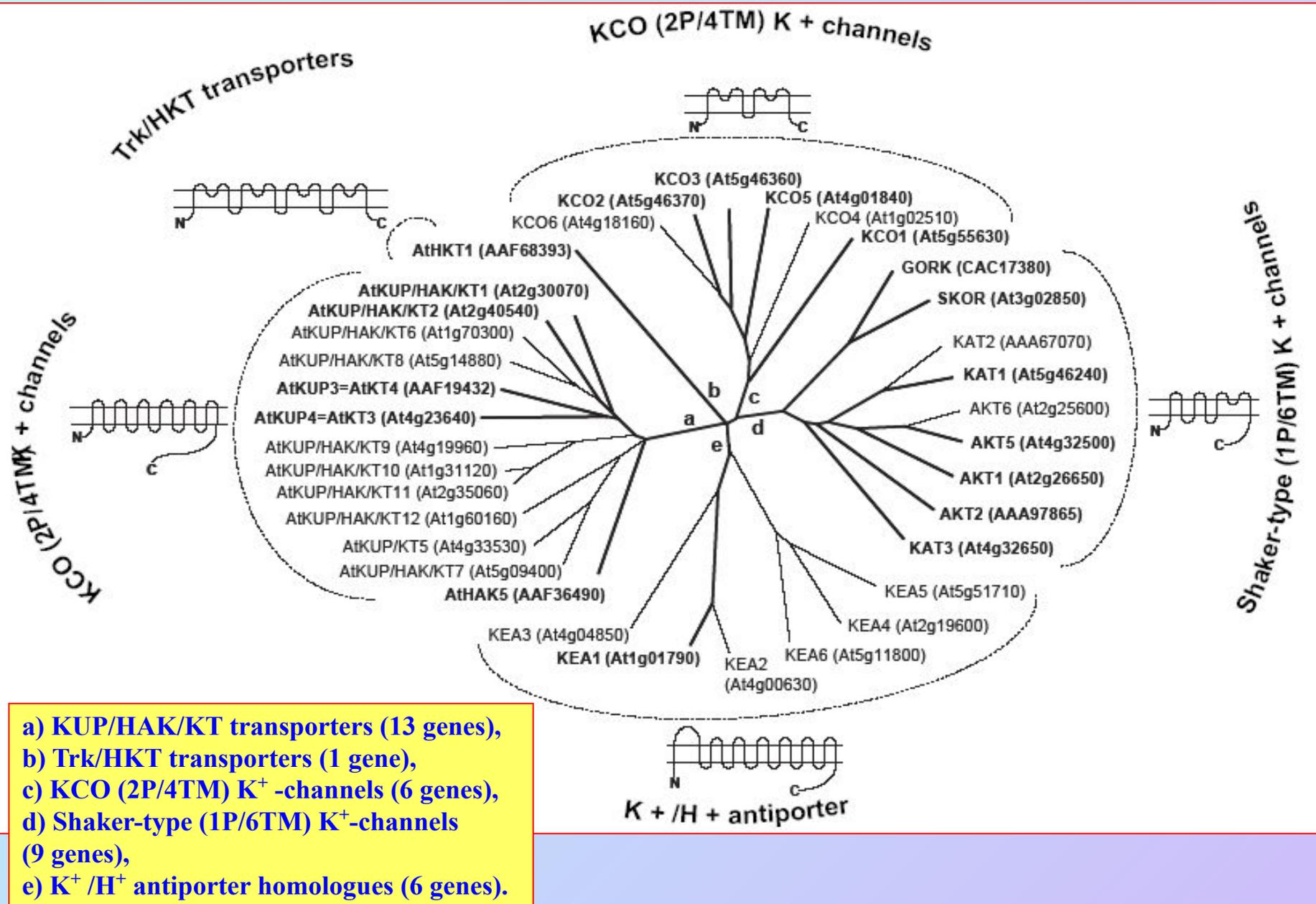
# Калиевые каналы *Shaker*-типа могут регулируются мембранным потенциалом или циклическими нуклеотидами, работают в виде тетрамеров



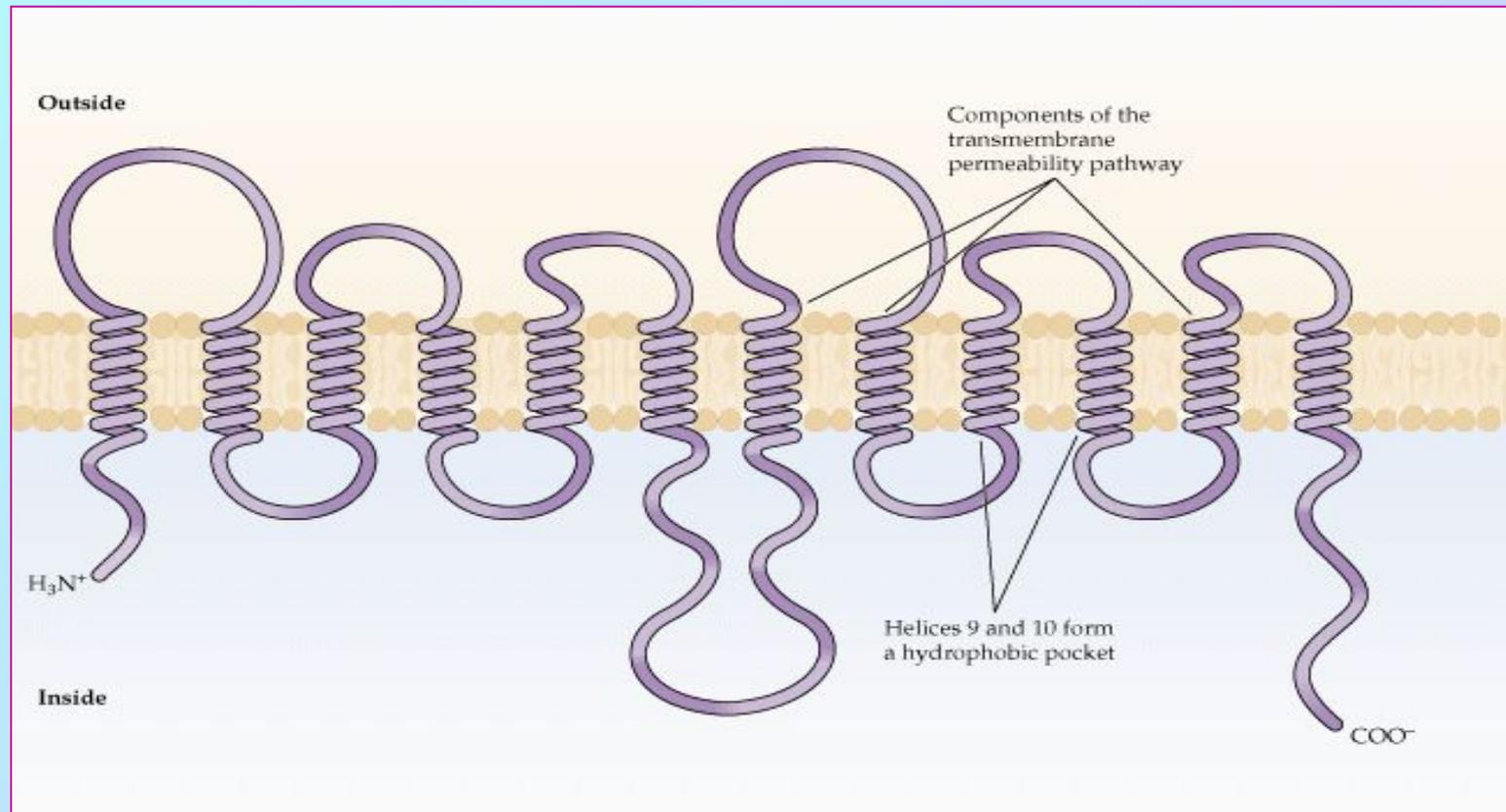
Транспорт калия через мембраны идет не только через каналы, но и через переносчики (транспортеры). **Схема AtKUP1**



# «Дерево» всех $K^+$ -транспортеров *A. thaliana* с 5 основными «веточками»



## Общая схема транспортеров MFS (Major Facilitator Super family)



В геноме арабидопсиса найдено около 600 мембранных транспортеров (у дрожжей и *E.coli* – около 300). Из них:

транспортеры нитратов – 8 генов, фосфатов – 9 + 1 + 7 генов

# Анионные транспортеры отличаются по величине сродства к субстрату

## Фосфатные транспортеры

Высокого сродства (PT2) ( $K_m = 3 - 7$  мкмоль)

Низкого сродства (PT1) ( $K_m = 50 - 330$  мкмоль);

## Сульфатные транспортеры

Высокого сродства Sultr1 или ST1 ( $K_m$  порядка 10 мкмоль)

Низкого сродства Sultr2 или ST2 ( $K_m$  порядка 100 мкмоль)

## Нитратные транспортеры

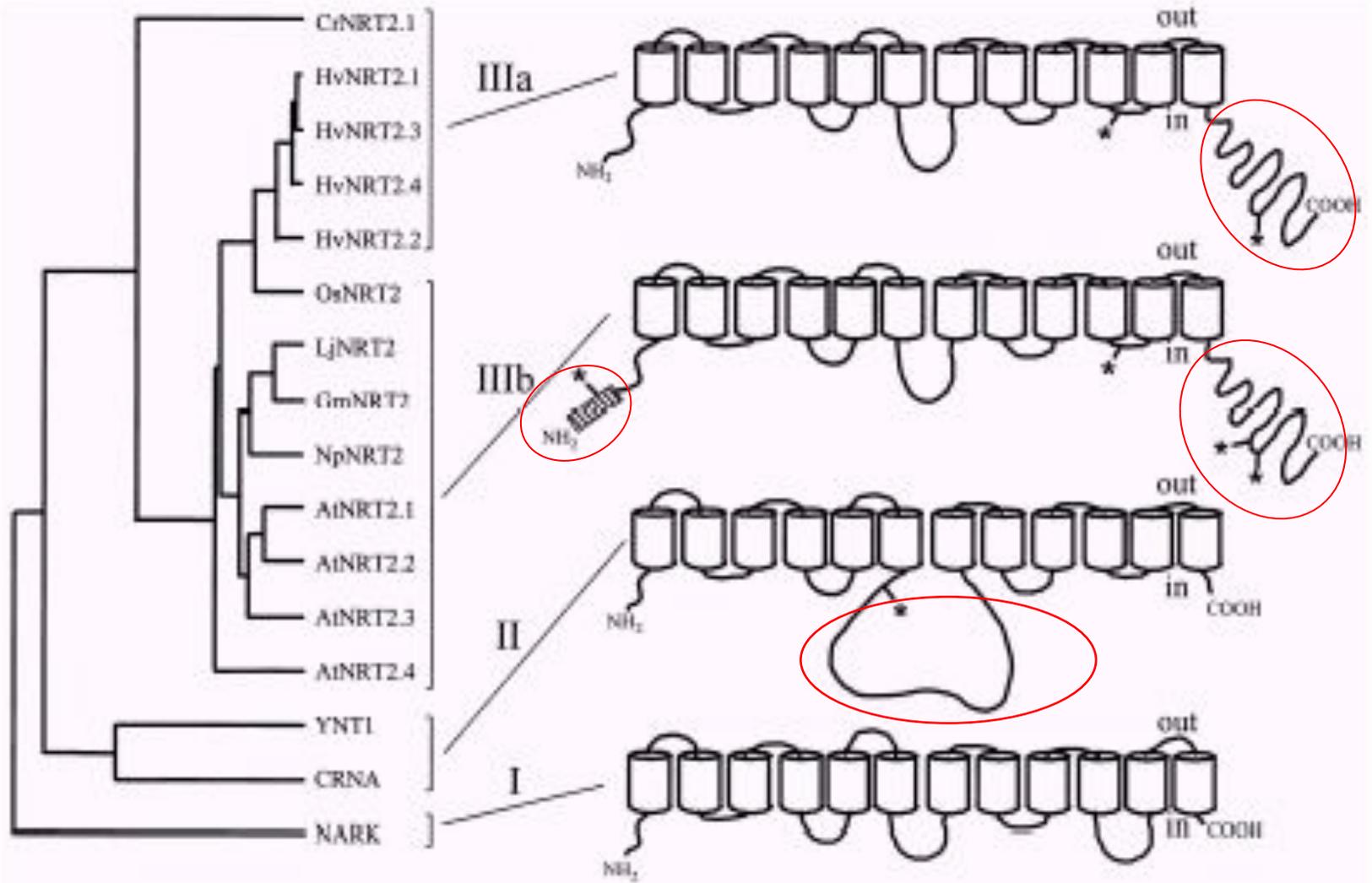
NRT2 переносчики  $\text{NO}_3^-$  высокого сродства  $K_m$  от 10 до 100  $\mu\text{M}$ .

NRT1 переносчики с двойственными свойствами (с высокими и низкими  $K_m$ ) или переносчики низкого сродства.

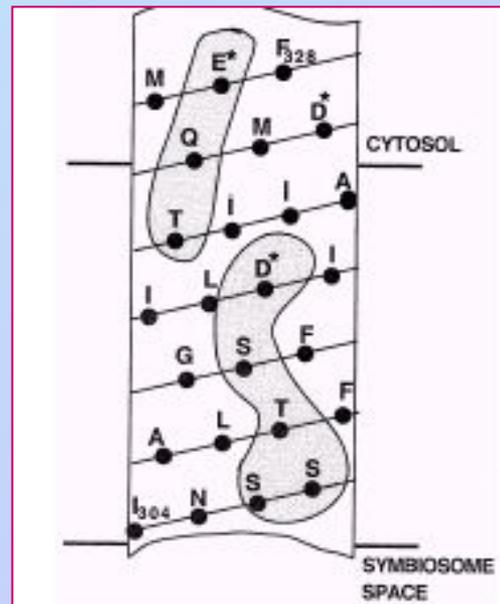
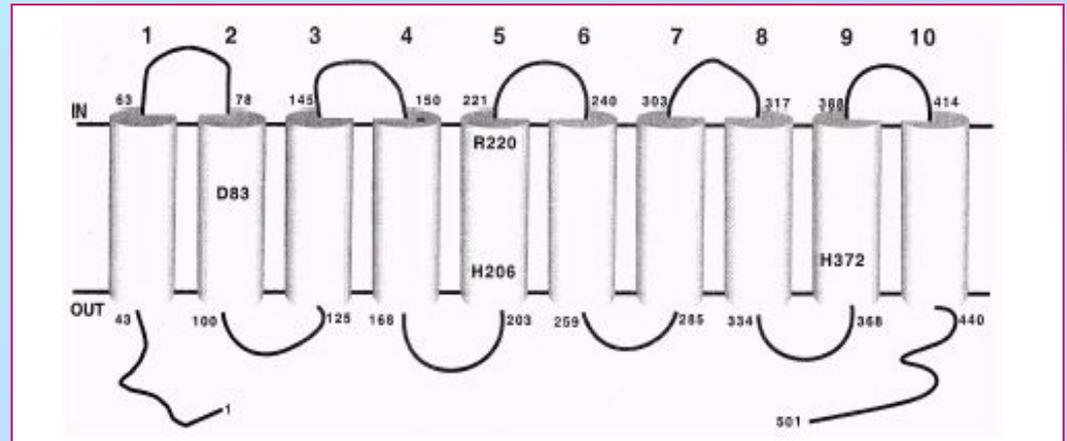
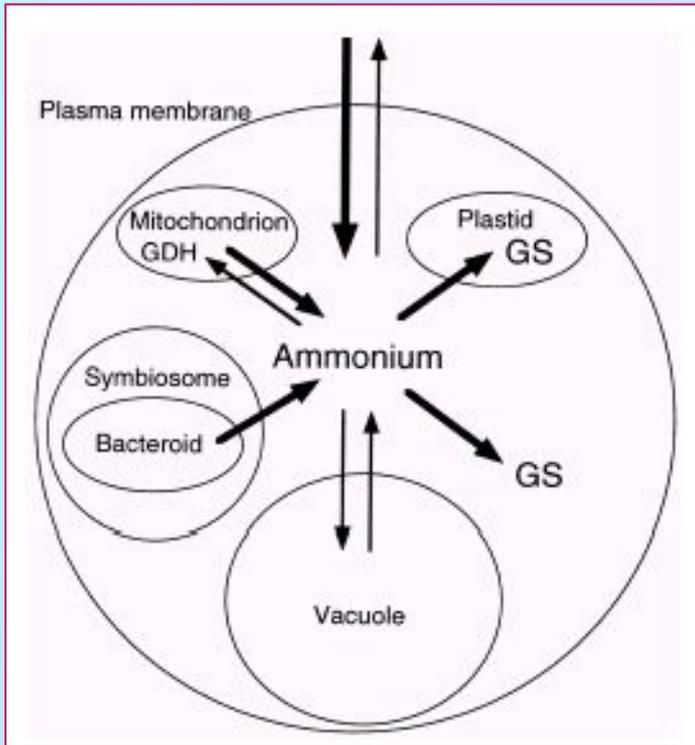
## Клонированные $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ транспортеры NNP (nitrate –nitrite porters) и PTR (peptide transporter)

Gene	Alternative name	Species	Accession no.	$\text{NO}_3^-$ inducible	Transport activity	Ref.
<b>I. NNP Family</b>						
<i>AtNRT2.1</i>	<i>ACH1</i>	<i>A. thaliana</i>	Z97058	Yes	$\text{NO}_3^-$ transporter (high affinity)	[16,17]
<i>AtNRT2.2</i>	<i>ACH2</i>	<i>A. thaliana</i>	AF019749	Yes	?	[16,17]
<i>AtNRT2.3</i>		<i>A. thaliana</i>	AB015472	?	?	–
<i>AtNRT2.4</i>		<i>A. thaliana</i>	AB015472	?	?	–
<i>NpNRT2</i>		<i>N. plumbaginifolia</i>	Y08210	Yes	?	[18,19]
<i>GmNRT2</i>		<i>G. max</i>	AF047718	Yes	?	[20]
<i>HvNRT2.1</i>	<i>BCH1</i>	<i>H. vulgare</i>	U34198	Yes	?	[21]
<i>HvNRT2.2</i>	<i>BCH2</i>	<i>H. vulgare</i>	U34290	Yes	?	[21]
<i>HvNRT2.3</i>	<i>BCH3</i>	<i>H. vulgare</i>	AF091115	?	?	–
<i>HvNRT2.4</i>	<i>BCH4</i>	<i>H. vulgare</i>	AF091116	?	?	–
<i>LjNRT2<sup>a</sup></i>		<i>Lotus japonicus</i>	–	Yes	?	–
<i>OsNRT2</i>		<i>O. sativa</i>	AB008519	?	?	–
<i>CrNRT2.1</i>	<i>Nar3</i>	<i>C. reinhardtii</i>	Z25438	Yes	$\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ transporter (high affinity)	[22–24]
<i>CrNRT2.2</i>	<i>Nar4</i>	<i>C. reinhardtii</i>	Z25439	Yes	$\text{NO}_3^-$ -specific transporter (high affinity)	[22–24]
<i>CrNRT2.3</i>		<i>C. reinhardtii</i>	AJ223296	Yes	$\text{NO}_2^-$ -specific transporter (high affinity)	[23,24]
<i>cmA</i>		<i>A. nidulans</i>	U34382	Yes	$\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ transporter (high affinity)	[25]
<i>YNT1</i>		<i>H. polymorpha</i>	Z69783	Yes	$\text{NO}_3^-$ transporter (high affinity)	[26]
<i>NarK</i>		<i>E. coli</i>	X15996	Yes	$\text{NO}_2^-$ extrusion system	[27,28]
<b>II. PTR Family</b>						
<i>AtNRT1.1</i>	<i>CHL1</i>	<i>A. thaliana</i>	L10357	Yes	$\text{NO}_3^-/\text{ClO}_3^-$ transporter (low affinity)	[29–31]
<i>AtNRT1.2</i>	<i>NTL1</i>	<i>A. thaliana</i>	AF073361	?	$\text{NO}_3^-$ transporter (low affinity)	[30,32]
<i>AtNTP2</i>		<i>A. thaliana</i>	AJ011604	?	?	[33]
<i>AtNTP3</i>		<i>A. thaliana</i>	AJ131464	?	?	[33]
<i>BnNRT1.2</i>	<i>RCH2</i>	<i>B. napus</i>	U17987	Yes	$\text{NO}_3^-$ and his transporter (low affinity)	[34,35]
<i>CsNTR1</i>		<i>C. sativus</i>	Z69370	?	chloroplast $\text{NO}_2^-$ transporter?	–
<i>LeNRT1.1</i>	<i>NIT1</i>	<i>L. esculentum</i>	X92853	No	?	[36]
<i>LeNRT1.2</i>	<i>NIT2</i>	<i>L. esculentum</i>	X92852	Yes	?	[36]

# Три типа $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ транспортеров NNP-семейства



# Аммонийные транспортеры

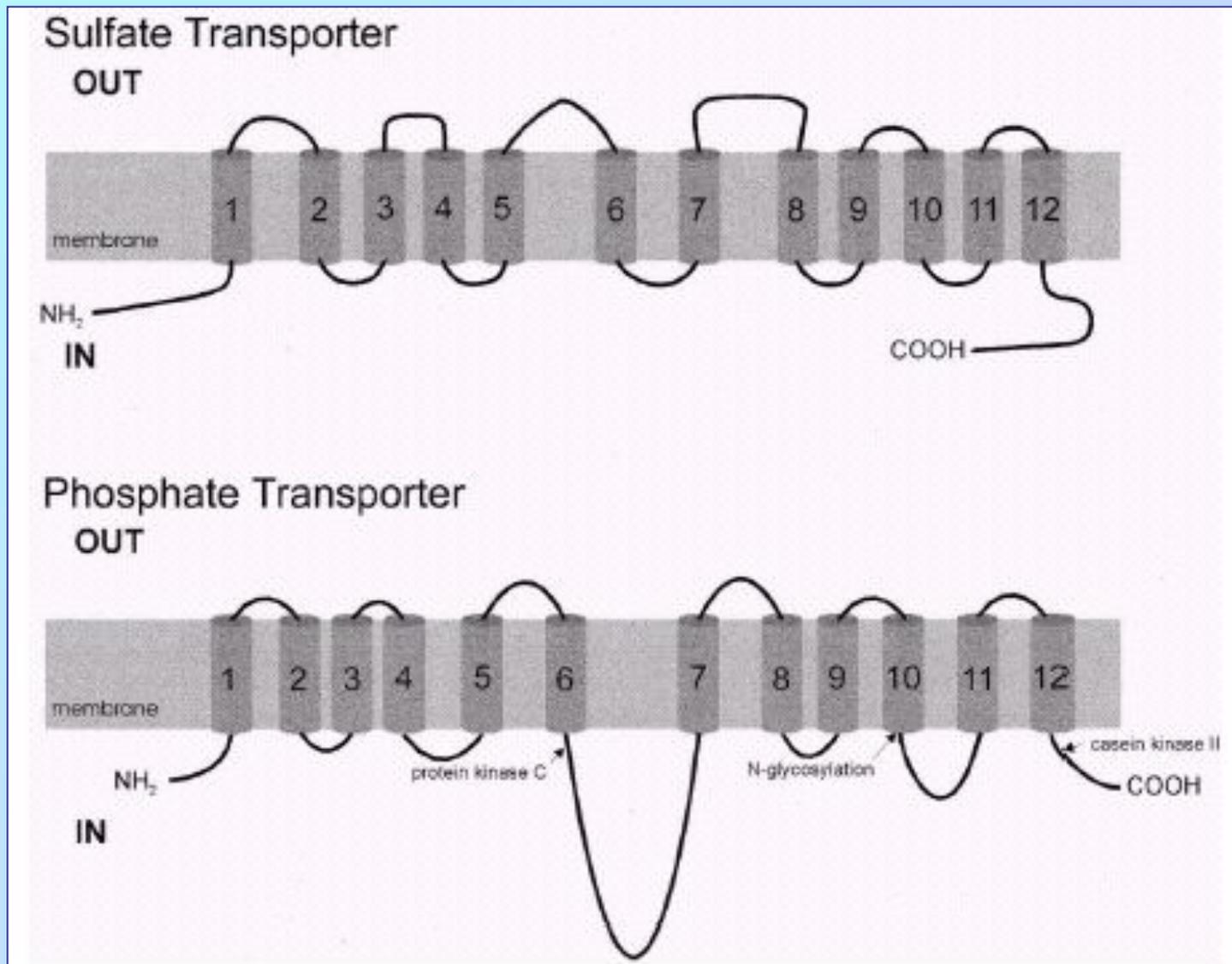


AtMT1. Унипортер,  $K_m = 65 \mu\text{M}$ .

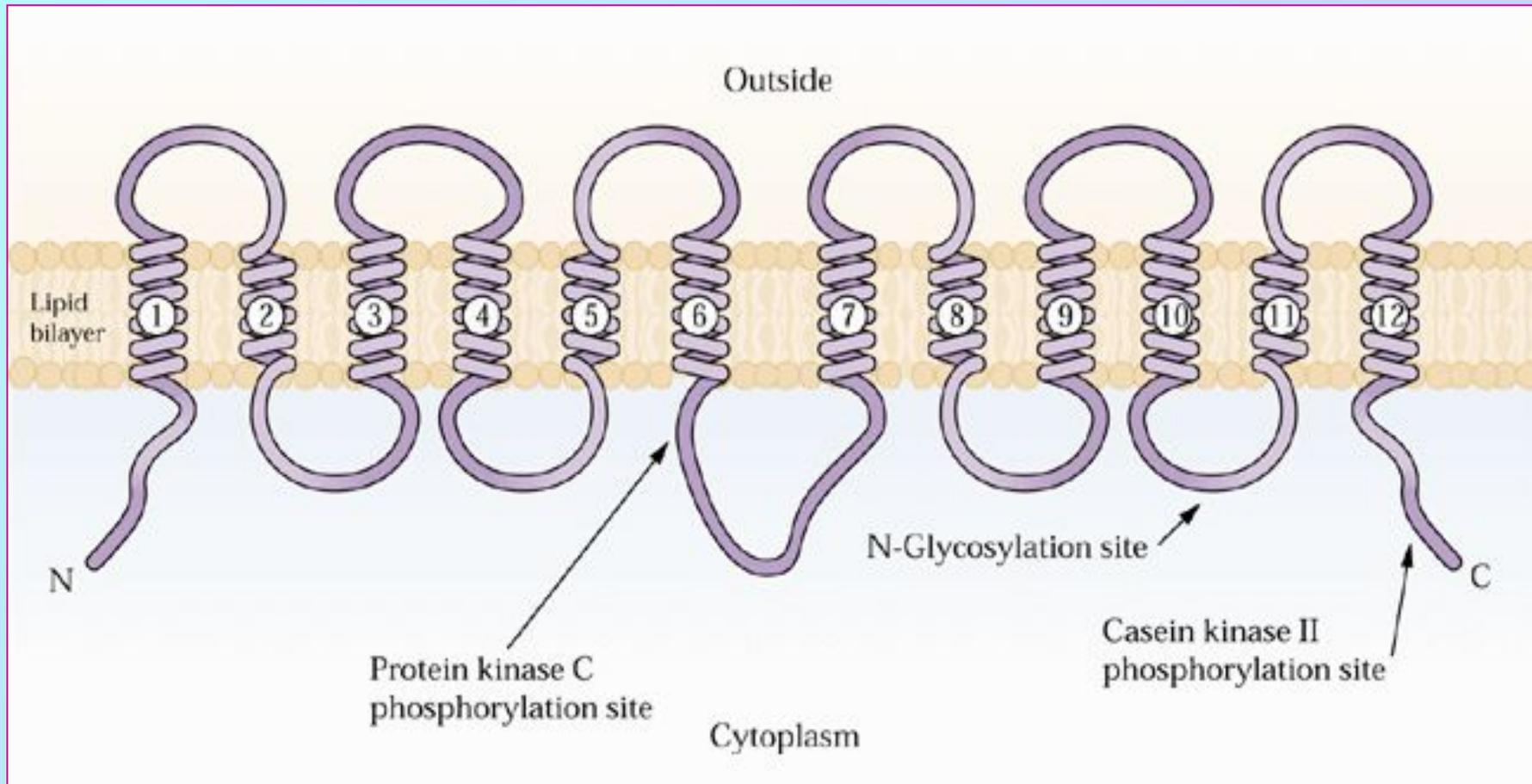
AtMT2

SAT1 – для транспорта из  
бактероидов

## Схема строения сульфатных и фосфатных транспортеров



## Схема строения и регулирования высокоафинного фосфатного транспортера



## Гены фосфатных транспортеров арабидопсиса

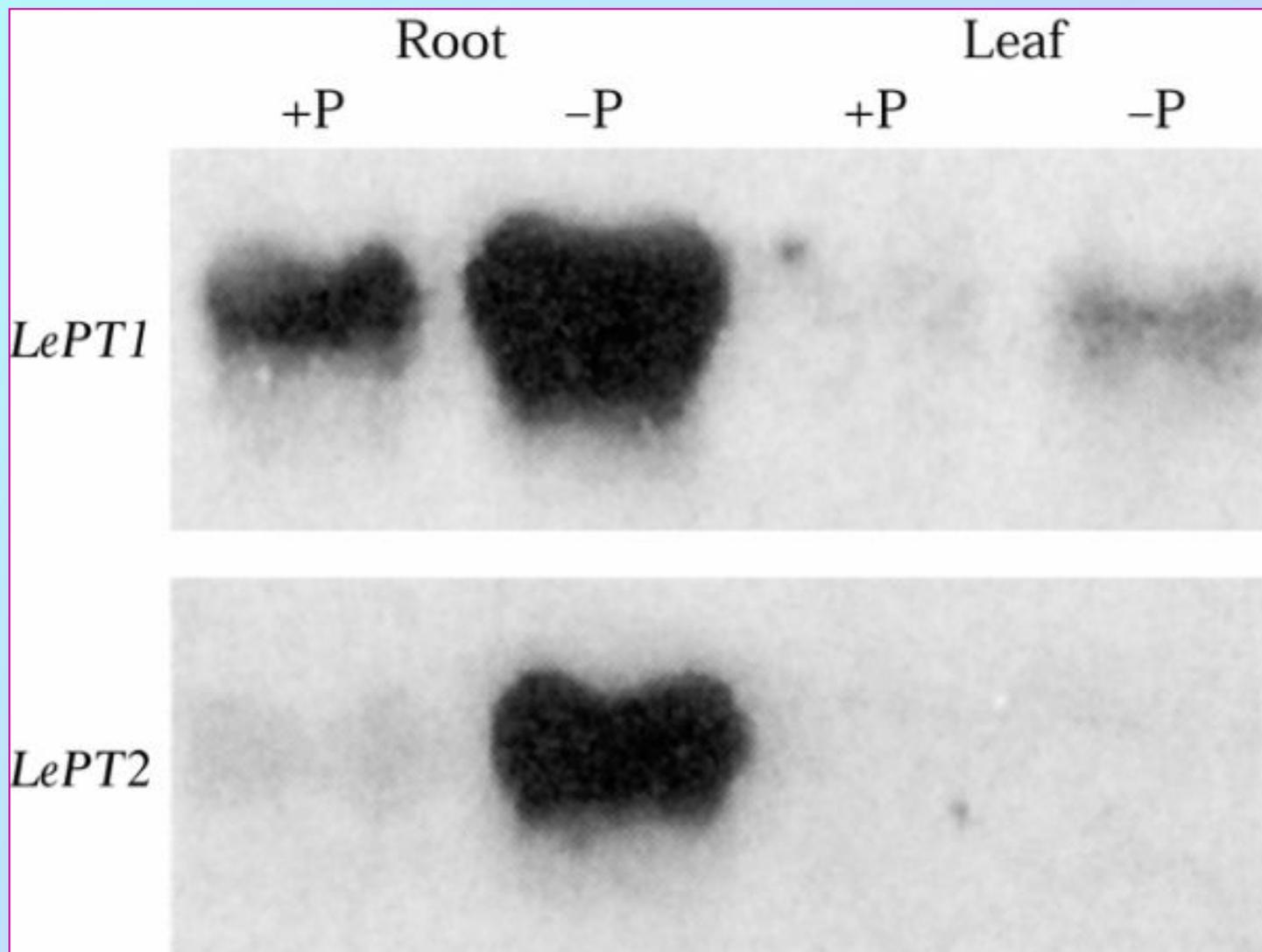
Название гена	Синонимы	Экспрессия, органы, ткани, (органеллы)
At;Pht1;1	PHT1, APT2, AtPT1	Корни, семядоли, прорстки, бутоны, семена
At;Pht1;2	PHT2, APT1,	Корни
At;Pht1;3	PHT3, AtPT4	Корни, семядоли, листья
At;Pht1;4	PHT4, AtPT2	Корни, листья, культура клеток, цветки,
At;Pht1;5	PHT5	Листья, бутоны, цветки
At;Pht1;6	PHT6	Семядоли, пыльца
At;Pht1;7		Корни, цветки
At;Pht1;8		Корни
At;Pht1;9		Корни
At;Pht2;1	PHT2,1	Надземные органы
At;Pht3;1		(митохондрии)
At;Pht3;2		(митохондрии)
At;Pht3;3		(митохондрии)
At;TPT	TPT	(пластиды)
At;PPT	PPT	(пластиды)
At;GPT1	GPT1	(пластиды, нефотосинтезирующие)
At;GPT2	GPT2	(пластиды нефотосинтезирующие)
At;XPT		Листья, побеги, корни (пластиды)

TPT – Триозофосфат - Pi – Транспортёр

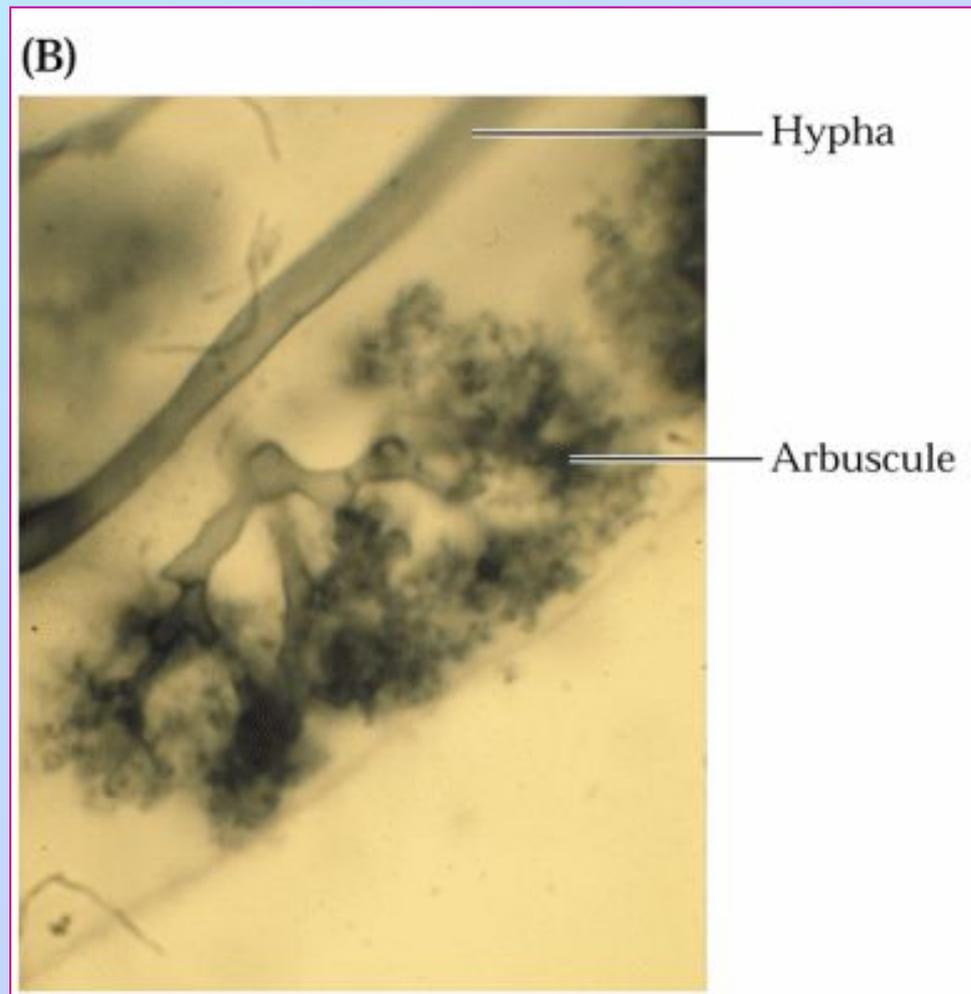
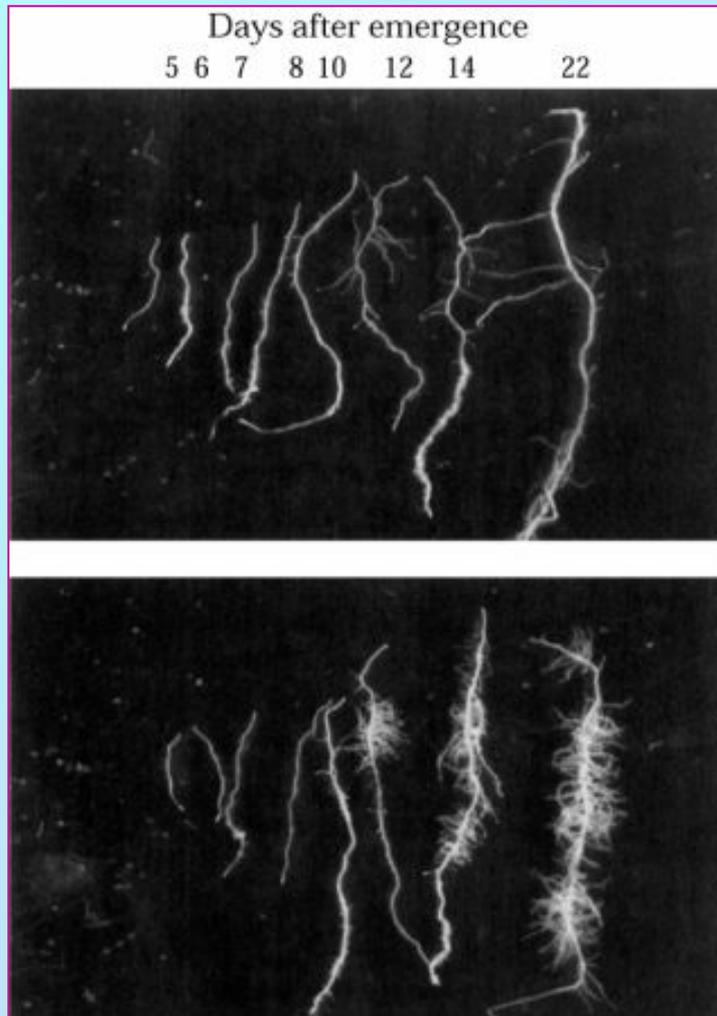
PPT – Фосфоенолпируват - Pi – Транспортёр

GPT – Глюкозо-6-фосфат - Pi – Транспортёр

**Нозерн-блот двух фосфатных транспортеров из корней и листьев помидоров.**



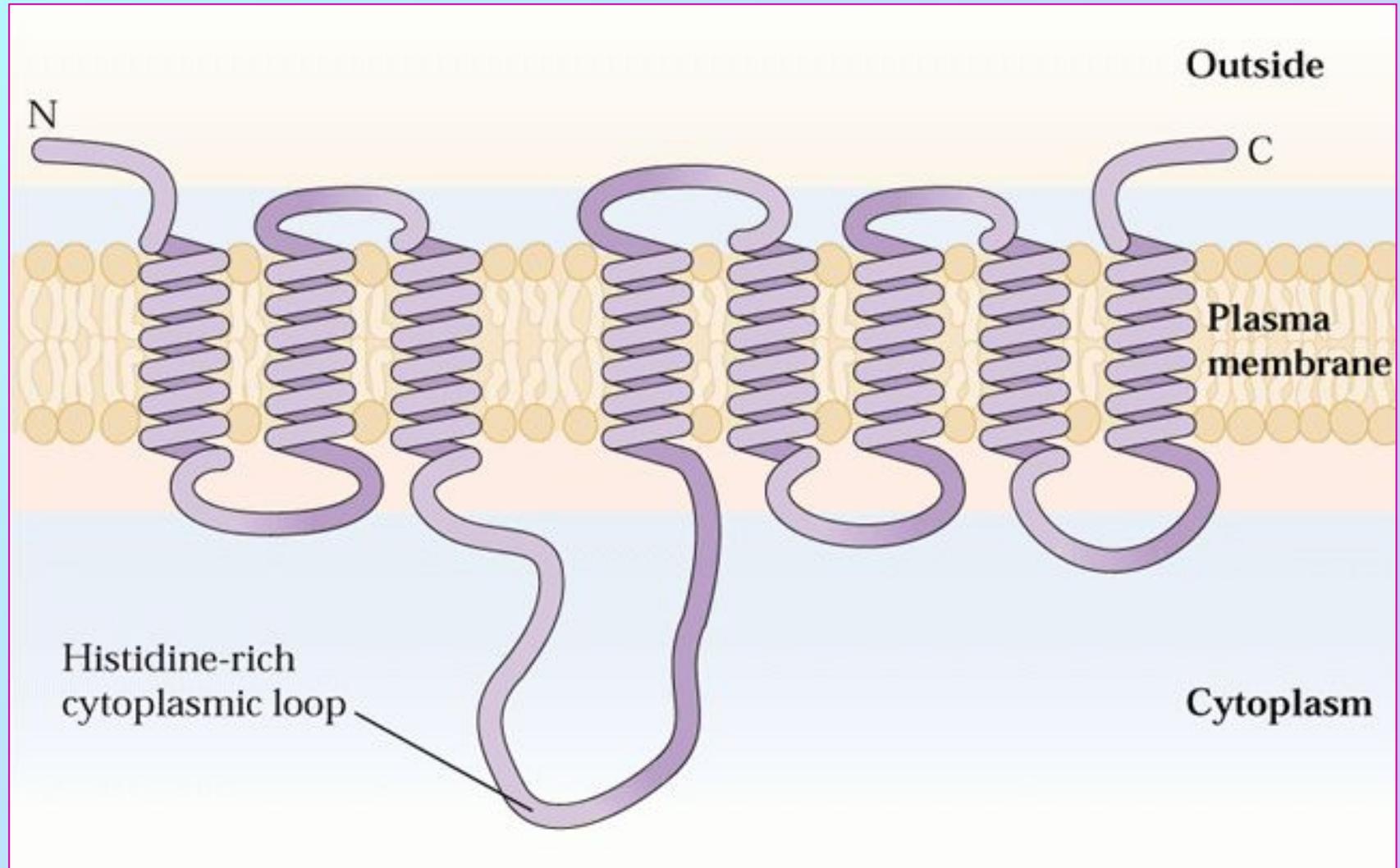
**Везикулярно-арбускулярная микориза необходима прежде всего для поглощения фосфатов**



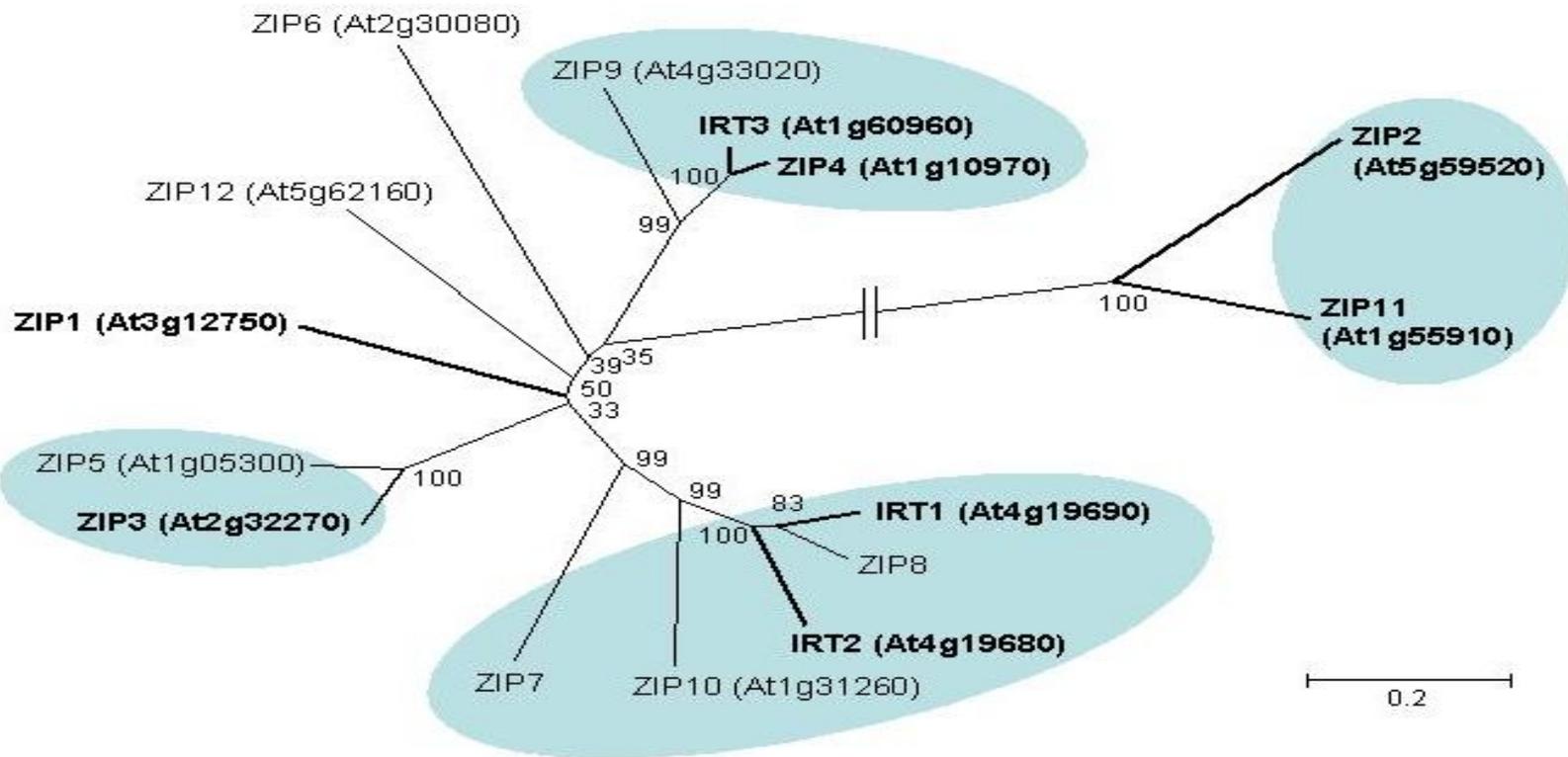
## Катион/протон антипортеры, обнаруженные у *Arabidopsis*

Family	Gene Name	AGI Genome Codes	Residues	Topology	Substrate	Cellular Location
CaCA	CAX1	At2g38170	459	9–11 TM	Ca <sup>2+</sup> /H <sup>+</sup>	EM
	CAX2	At3g13320	439	7–11 TM	Cd <sup>2+</sup> , Ca <sup>2+</sup> , Mn <sup>2+</sup> /H <sup>+</sup>	VM
	CAX3/HCX1	At3g51860	448	8–10 TM	–	?
	CAX7	At5g17860	570	9–15 TM	–	?
	MHX1	At2g47600	539	10 TM	Mg <sup>2+</sup> , Zn <sup>2+</sup> /H <sup>+</sup>	VM
CPA1	NHX1	At5g27150	538	12 TM	Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup>	VM
	SOS1/NHX7	At2g01980	1,162	12 TM	Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup>	VM
	NHX8	At1g14660	697	9 TM	–	PM?
CPA2	CHX6	At1g08140	1,536	24 TM	–	–
	CHX7	At2g28170	617	12 TM	–	–
	CHX17	At4g23700	820	10–13 TM	–	–
	CHX23	At1g05580	1,193	12 TM	–	–
	KEA1	At1g01790	618	10 TM	K <sup>+</sup> /H <sup>+</sup>	–
NhaD	NHD2	At1g49810	420	6–10 TM	–	–

## Схема строения транспортеров ZIP-семейства



## «Дерево» ZIP-транспортеров *A. thaliana*



Семейство ZIP-транспортеров (Zinc and Iron regulated transporter Proteins) – транспортеры металлов, могут транспортировать различные катионы, включая Cd, Fe, Mn и Zn

## АВС-транспортеры

Транспортные белки, которые используют энергию гидролиза АТФ для транспорта через мембраны самых разных химических агентов

**Представлены у всех организмов.**

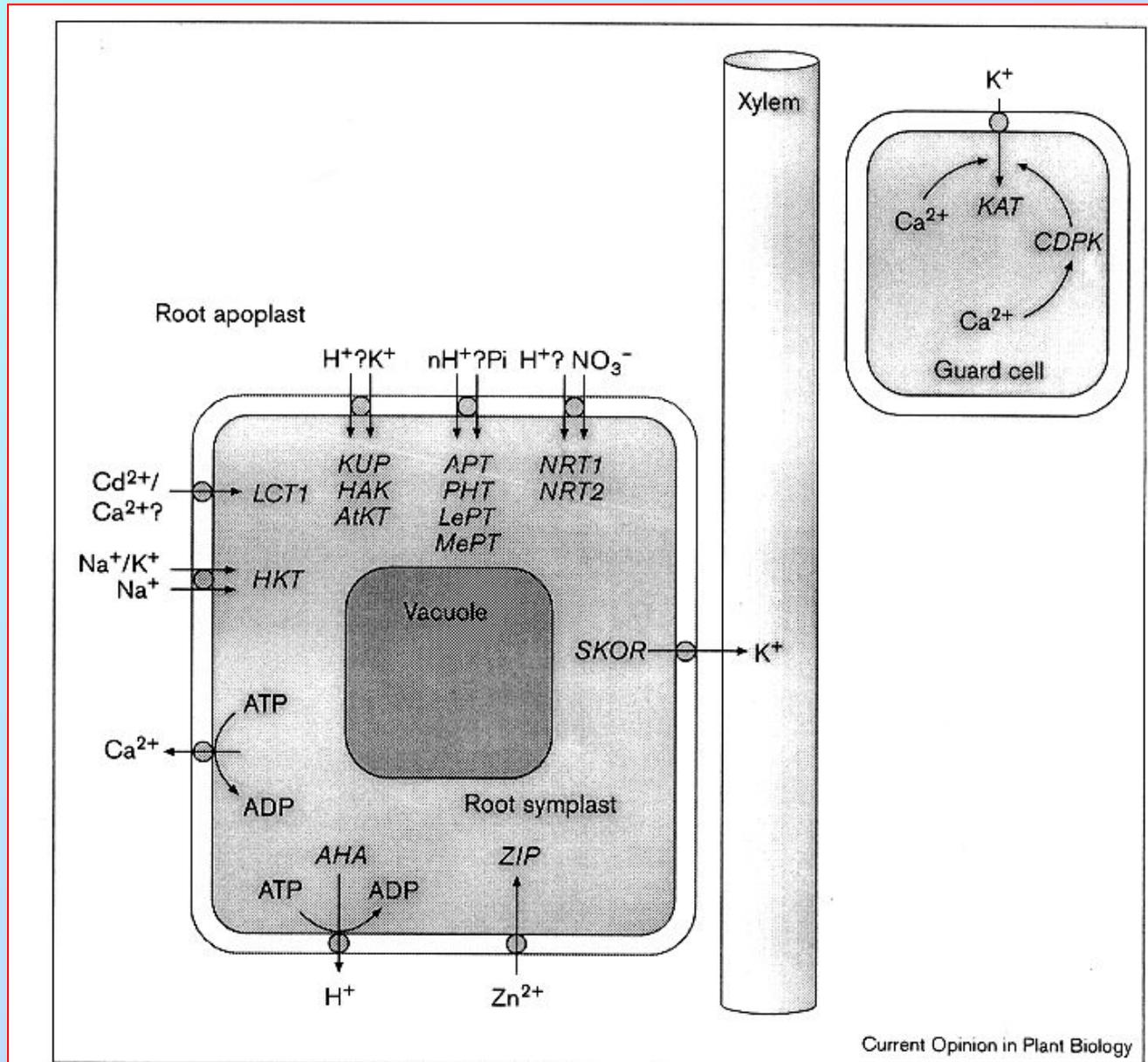
**Очень многочисленное семейство:**

**Арабидопсис : 131 различных белков**

**3 основных мультисемейства:**

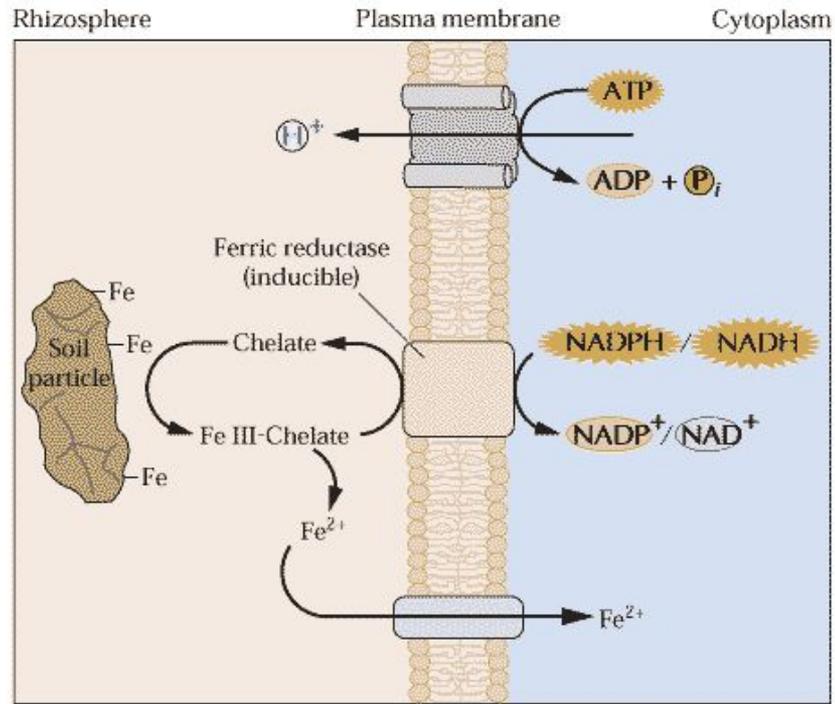
- **pleiotropic drug resistance (PDR),**
- **multidrug resistance (MDR),**
- **multidrug resistance-associated protein (MRP)**

# Схема транспортных систем клеток корня

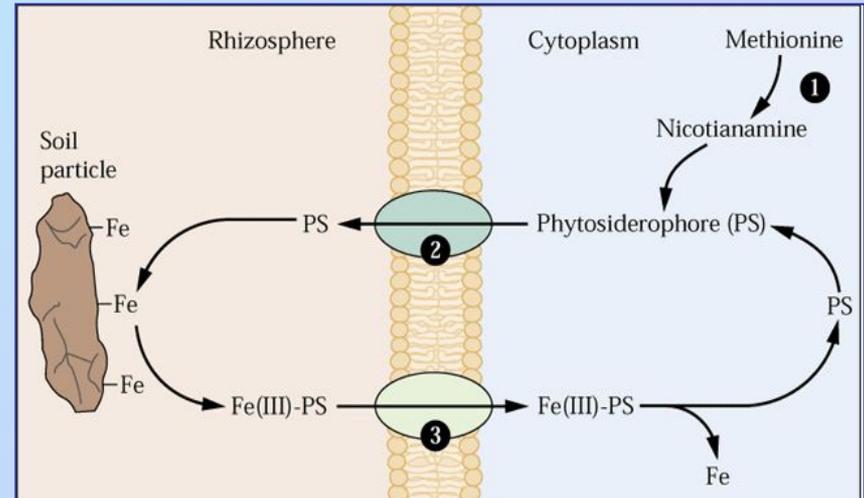


## Две стратегии поглощения железа растениями

Стратегия I: двудольные, незлаковые однодольные, а также дрожжи



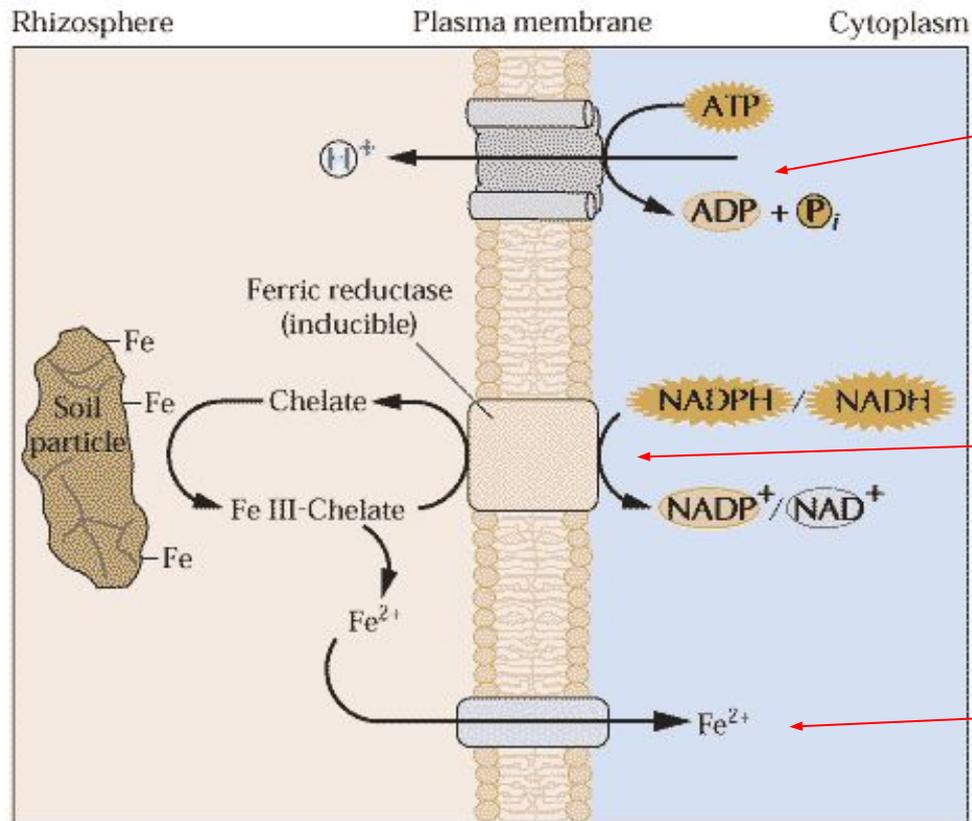
Стратегия II - злаки, а также грибы и бактерии



# Стратегия I.

**Морфологические отличия:** много боковых корней, специальные транспортные клетки

**Биохимические особенности:** активный выброс  $H^+$ , секрция фенольных и органических кислот, индуцибельная  $Fe(III)$  – редуктаза в плазмалемме



Активация H-АТФазы плазмалеммы

$Fe^{3+}$  восстанавливается, расположенной на ПМ  $Fe^{3+}$  хелат-редуктазой (FRO2 феррик редуктаза)

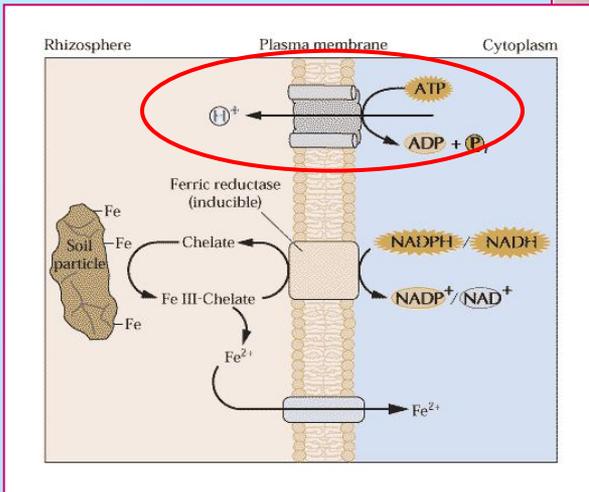
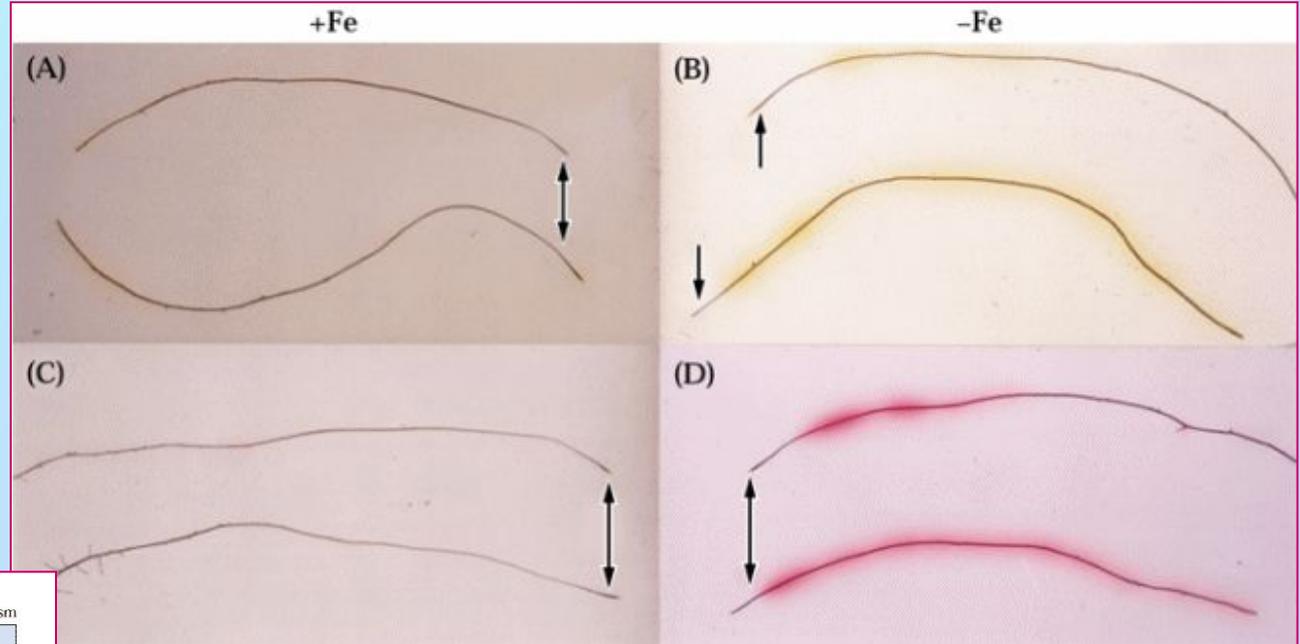
( $Fe^{2+}$ ) переносится через мембрану специфическим  $Fe^{2+}$  транспортером – IRT1

# Восстановление Fe(III) и Cu(II) вдоль поверхности первичных боковых корней 14-дневных растений гороха.

## Регистрация подкисления

Fe(III)

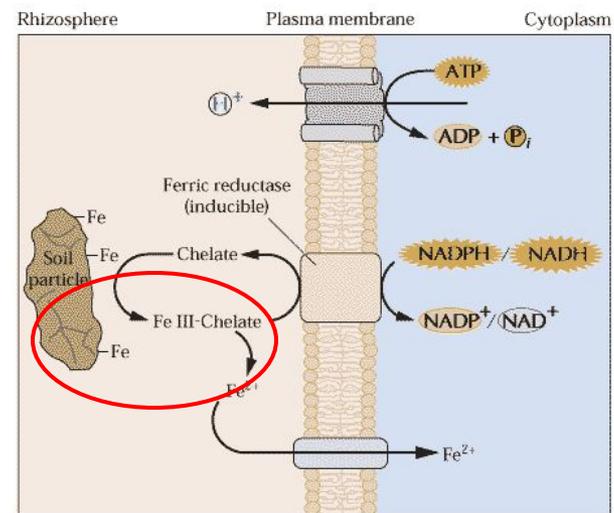
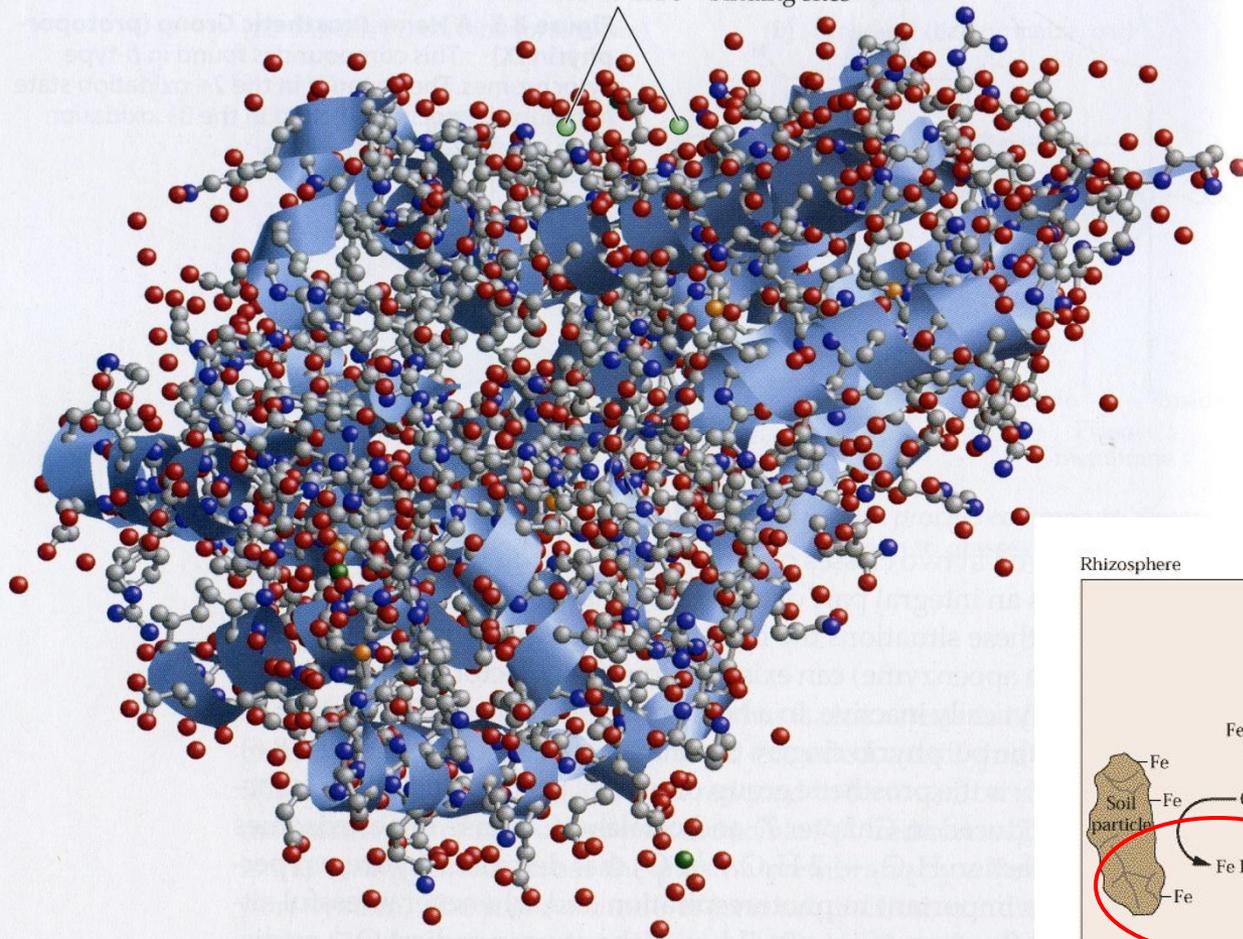
Cu(II)



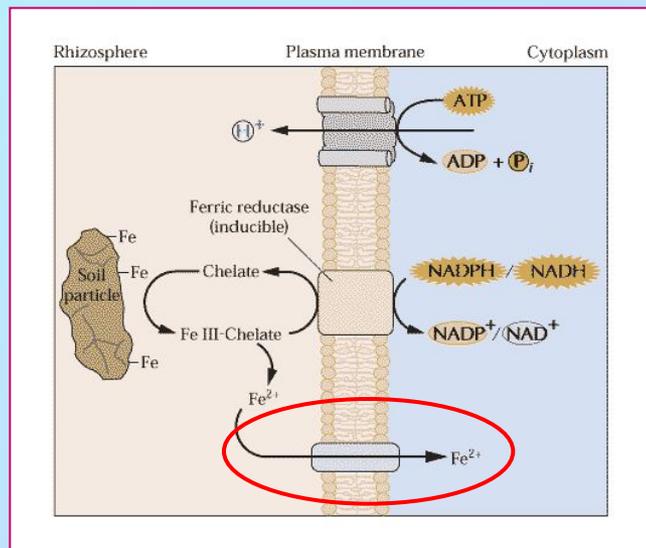
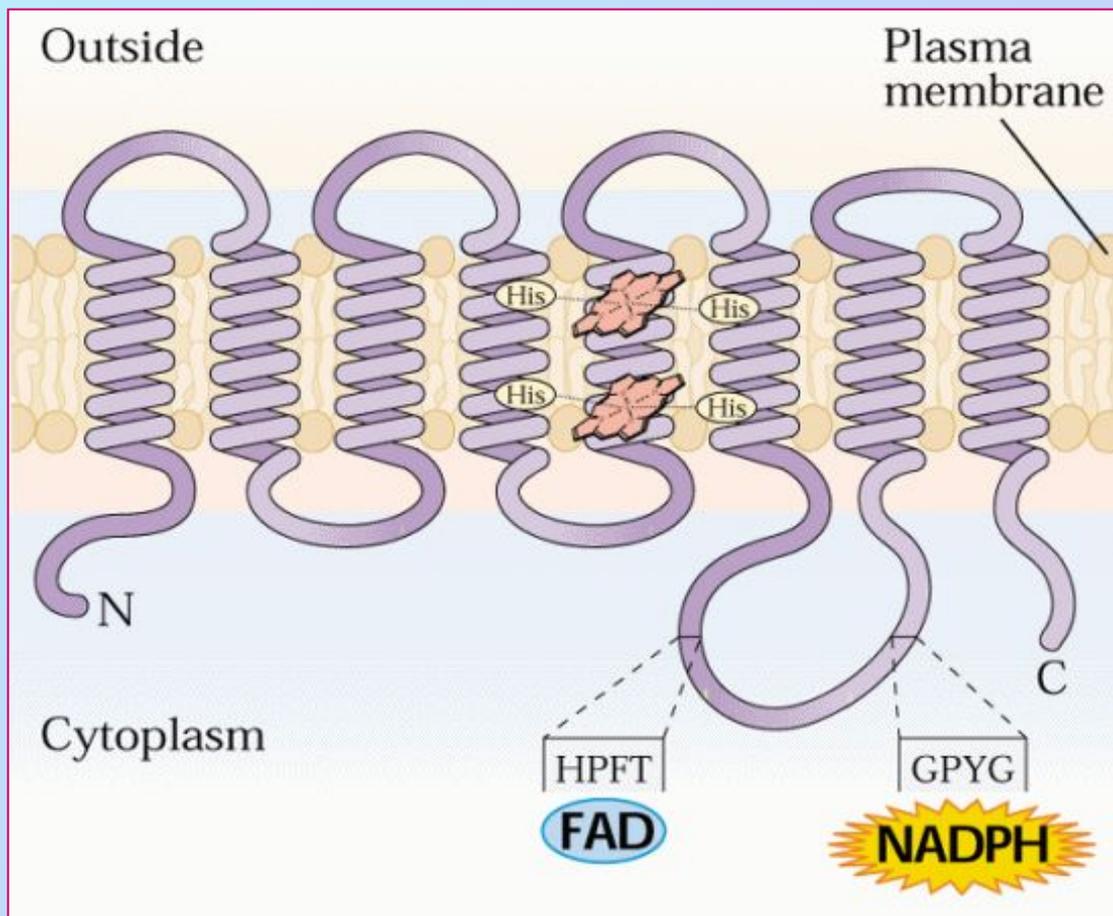
Усиление при дефиците железа

# Феррохелатаза

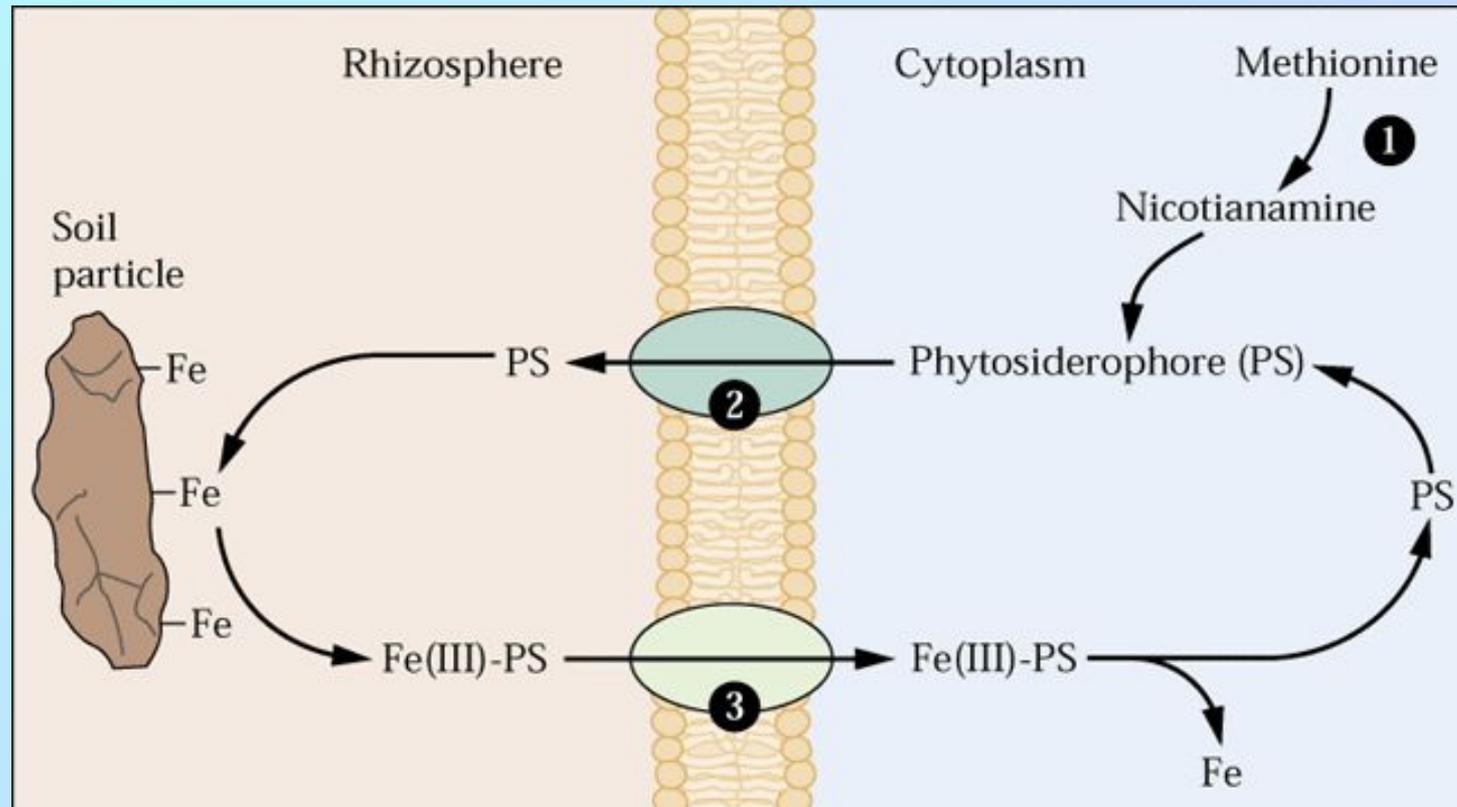
The two  $\text{Cd}^{2+}$  atoms in  $\text{Fe}^{2+}$  binding sites



# Предполагаемая структура белка FRO2 феррик редуктазы плазмалеммы арабидопсис



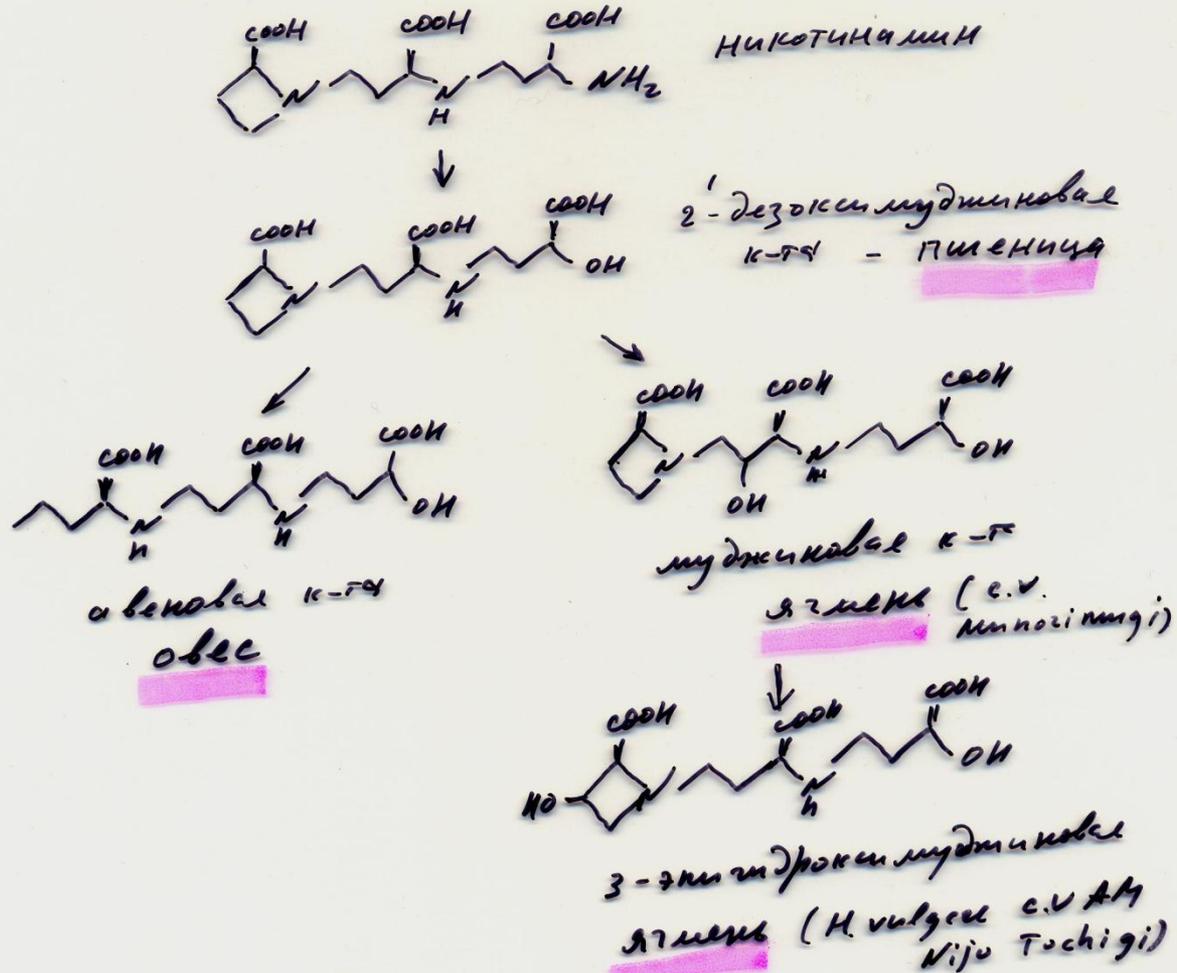
**Стратегия II, обеспечивает поглощение Fe, за счет образования специальных хелатирующих соединений – фитосидерофоров.**



**Фитосидерофоры – низкомолекулярные соединения (часто - небелковые аминокислоты – никотинамин), синтезирующиеся из метионина и содержащие три карбоксила, за счет которых и хелатируют железо.**

# Структура фитосидерофоров

Фитосидерофоры.



# Работа фитосидерофоров

