

Н. П. Битюцкий

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ



УЧЕБНИК



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н. П. БИТЮЦКИЙ

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

*Рекомендовано Ученым советом
Санкт-Петербургского государственного университета
в качестве учебника при реализации программ бакалавриата,
программ магистратуры, относящихся к направлениям подготовки
«Биология» и «Экология и природопользование»*



ББК 28.57
Б66

Рецензенты: д-р биол. наук Л. А. Лутова (СПбГУ), д-р биол. наук М. Н. Кондратьев (РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева)

*Печатается по решению
Ученого совета биологического факультета
С.-Петербургского государственного университета*

Битюцкий Н. П.

Б66 Минеральное питание растений: учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2014. — 540 с. + вкл. 8 с.
ISBN 978-5-288-05527-0

В настоящем учебнике изложены основы минерального питания высших растений. Даны современные представления о функциях макро- и микроэлементов в растениях. Освещены физиологические, биохимические и молекулярные механизмы, вовлеченные в поглощение и транспорт элементов минерального питания растений. Приведена характеристика основных форм элементов минерального питания в почве, а также почвенных факторов, влияющих на доступность этих элементов растениям. Охарактеризованы особенности роста растений в условиях, вызывающих минеральный стресс: дефицит элементов питания, избыток макроэлементов и тяжелых металлов, засоление, и механизмы (специфические и неспецифические) адаптации растений к этим неблагоприятным условиям. Проанализированы разнообразные взаимодействия растений с почвенными организмами (бактериями, микоризными грибами, беспозвоночными животными) и роль этих организмов в минеральном питании растений. Изложены пути повышения продуктивности культурных растений и качества растениеводческой продукции с помощью минеральных удобрений и биотехнологий.

Учебник предназначен для студентов университетов биологических, почвоведческих и сельскохозяйственных направлений обучения, а также научным работникам и всем интересующимся проблемами биологии растений.

ББК 28.57

ISBN 978-5-288-05527-0

© Н. П. Битюцкий, 2014
© С.-Петербургский
государственный
университет, 2014

ВВЕДЕНИЕ

Минеральное питание — основа роста и развития растений. Элементы минерального питания участвуют в построении биологических молекул, вовлечены в самые разнообразные физиологические и биохимические процессы: построение клеточных и тканевых структур растений, работу ферментов и электронтранспортирных цепей, передачу гормональных сигналов и функционирование генетического аппарата. Заторможенный рост, нарушения в формировании вегетативных и генеративных органов, повышенная чувствительность к инфекционным заболеваниям — типичные симптомы, вызываемые недостатком у растений элементов минерального питания. При их остром дефиците отклонения в жизненном цикле растений становятся катастрофическими, приводящими к преждевременной гибели растительного организма.

Нарушения в минеральном питании растений (вследствие дефицита элементов питания или неблагоприятных почвенно-климатических условий) — глобальная проблема как по масштабам распространения, так и по влиянию на здоровье человека. Недостаток продуктов питания и пища низкого качества — основные причины распространения на Земле голода, недоедания, различных заболеваний. Более трех миллиардов человек (половина населения планеты) подвержены заболеваниям, возникающим вследствие потребления продуктов питания, обедненных такими микроэлементами, как железо и цинк. Подобные заболевания распространены в странах, чаще всего развивающихся, где традиционна злаковая диета. Не случайно оптимизация минерального питания растений с использованием минеральных удобрений и современных биотехнологий играет ключевую роль в улучшении качества растениеводческой продукции и увеличении мирового производства продуктов питания, объем которого утроился за период с 1950 по 2000 годы.

В историческом аспекте научные представления о роли элементов минерального питания в жизни растений развивались неоднозначно. В средневековой Европе была распространена так называемая теория водного питания, согласно которой чистая вода — необходимое и достаточное условие для роста растений. Основателем этой теории считается нидерландский врач и натуралист **Жан Баптист ван Гельмонт** (1579–1644). Он посадил ветку ивы в почву и поливал ее исключительно водой. Через 5 лет масса ивы увеличилась с 5 до 169 фунтов. Поскольку масса по-

чвы, в которой выращивали иву, существенно не изменилась, ван Гельмонт сделал ошибочный вывод об исключительной роли воды в обеспечении прироста массы растений.

В начале XIX века теорию водного питания растений сменила так называемая гумусовая теория. По мнению ее сторонников, непосредственным источником питания растений служит органическое вещество гумуса (перегной). Взгляды сторонников этой теории основывались на убеждении в существовании связи между урожаем растений и содержанием в почве органического вещества (гумуса, перегноя). Открытие **Джозефа Пристли** (1733–1804), **Жана Сенебье** (1742–1809) и **Николы Теодора де Соссюра** (1767–1845) существования главного источника углерода для растений в атмосфере в широких научных кругах были неизвестны. Даже признавая ассимиляцию углерода из углекислого газа воздуха, ученые того времени рассматривали в качестве основного источника углерода не воздух, а перегной или гумус. Популяризации гумусовой теории способствовали взгляды германского растениевода **Альбрехта Тэйера** (1752–1828). С его точки зрения задача повышения урожаев состоит в увеличении содержания перегноя в почве, а функции элементов минерального питания сводятся к оптимизации условий для усвоения растениями перегнойных веществ.

Французский естествоиспытатель и художник-керамист **Бернар Палисси** (ок. 1510 — ок. 1589) одним из первых высказал мысль о том, что почва — источник минеральных веществ для растений. Он считал, что соль есть основа жизни и роста всех посевов, а навоз не имел бы значения, если бы не содержал соли, остающейся от разложения сена и соломы. Почва истощается и необходимо возвращать в нее соль в виде удобрений. Однако прогрессивные взгляды Б. Палисси не повлияли на взгляды ученых того времени и последующих нескольких веков. Аналогичной была судьба воззрений еще одного сторонника теории минерального питания растений, немецкого химика **Иоганна Рудольфа Глаубера** (1604–1670), экспериментально доказавшего, что именно азотная кислота определяет начало роста растений.

Одним из основателей теории минерального питания растений по праву считается немецкий агрохимик **Юстус Либих** (1803–1873). В 1840 году вышла в свет его книга «Органическая химия в приложении к земледелию и физиологии» («Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie»). В этой книге Ю. Либих подверг жесткой критике гумусовую теорию. Он исключал возможность поглощения готовых органических веществ корнями растений, считая основой питания последних минеральные соединения почвы и углекислый газ воздуха. Ю. Либих настаивал на необходимости возврата в почву недостающих минеральных веществ (закон Либиха). Однако при всей прогрессивности его представлений о роли минеральных веществ в растениях некоторые его взгляды были ошибочными. Ю. Либих не придавал значения почвенному азоту в питании растений, считая, что аммиак и окисленные формы азота содержатся в воздухе и в достаточном количестве попадают в почву с осадками. Другая крайность взглядов Ю. Либиха — навоз в земледелии ценен лишь его зольной частью.

Существенный вклад в развитие теории азотного питания растений внес французский агрохимик **Жан Батист Буссенго** (1802–1887). Опытным путем он доказал

необходимость для роста растений азота. Он обнаружил, что бобовые растения могут пополнять запасы почвенного азота, хотя механизм азотфиксации был раскрыт позднее немецким ученым **Германом Гельригелем** (1831–1895). Ж. Буссенго ввел в практику вегетационный метод исследования питания растений, систематически проводил количественный анализ питательных веществ, вносимых в почву с удобрением и выносимых из почвы с урожаем. Не случайно Ж. Буссенго считается основателем науки агрохимии, ключевая задача которой состоит в изучении минерального питания культурных растений.

Стремительное развитие теория минерального питания растений получила в последние десятилетия благодаря научно-техническому прогрессу в области аналитической химии и физики, молекулярной биологии и генетики. В настоящее время раскрыты физиологические и молекулярные механизмы поглощения растениями элементов минерального питания и их транспорта (в клетках, по ксилеме и флоэме) в растениях. Получена информация о разнообразных физиолого-биохимических функциях элементов минерального питания. Обобщены закономерности распределения питательных элементов в различных частях растений. Освещены биологическая роль и основные механизмы вторичной мобилизации (ремобилизации) элементов питания на всех этапах онтогенеза растений. Выявлены основные формы элементов питания в почве и факторы, определяющие биологическую доступность этих элементов.

Охарактеризованы особенности роста растений в условиях, вызывающих минеральный стресс: дефицит необходимых элементов минерального питания, токсичность химических элементов, засоление. На молекулярном и физиологическом уровнях сформулированы представления о специфических и неспецифических механизмах адаптации растений к стрессу, вызываемому разнообразными факторами. Обобщены современные подходы к идентификации видовых и генотипических признаков у культурных растений, способных наиболее эффективно усваивать труднодоступные формы элементов питания. Проанализированы наиболее распространенные способы фиторемедиации — технологии использования растений для очистки почв и природных вод, загрязненных химическими элементами, включая тяжелые металлы. Изучены механизмы взаимодействия высших растений с микроорганизмами ризосферы (симбиотическими, ассоциативными, свободноживущими) и почвенными беспозвоночными животными. Исследованы пути влияния почвенных организмов (микроорганизмов и беспозвоночных животных) на рост и минеральное питание растений в различных условиях их произрастания. Разработаны основы повышения продуктивности культурных растений и улучшения качества растениеводческой продукции благодаря использованию минеральных удобрений и биотехнологий, включая генетическую модификацию растений.

Глава 1

КЛАССИФИКАЦИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

К настоящему времени в растениях обнаружено более 80 элементов периодической системы Менделеева. Они различаются как концентрацией в растительных тканях, так и ролью в жизни растений.

Химические элементы по содержанию в тканях организма классифицируют на *макро-* и *микроэлементы*. Это деление осуществляют по принципу количественного содержания элемента. Концентрация питательных макроэлементов: азота, фосфора, серы, калия, магния, кальция, в растительном организме может достигать десятков или даже сотен микромолей на 1 г сухой массы. К группе микроэлементов относят железо, марганец, цинк, медь, бор, молибден, хлор и др., их концентрация в растениях обычно не превышает нескольких микромолей на 1 г сухой массы. Для большинства микроэлементов значения этого показателя в нормальных условиях произрастания растений составляют лишь десятые доли микромолей на 1 г сухой массы.

Однако деление на макро- и микроэлементы по массе элемента в организме довольно условно. Растения отдельных видов (генотипов) специфически аккумулируют микроэлементы в масштабах, сравнимых с накоплением в тканях макроэлементов. Например, избыточным концентрированием хлора, брома и натрия характеризуются растения-галофиты. Растения-гипераккумуляторы металлов содержат в избыточном количестве никель, медь, цинк, свинец, кадмий. В высоких концентрациях все микроэлементы, многие из которых по величине атомной массы относятся к тяжелым металлам, токсичны для организмов (см. гл. 10).

Роль химических элементов в жизни растений различна. Значение отдельных химических элементов в эволюции жизненных форм растений в некоторой степени помогает понять классификация (рис. 1.1), основанная на распространенности элементов в растениях и земной коре. Химические элементы объединены в три группы. В состав группы I входят элементы, необходимые для жизни хотя бы некоторых организмов, а группу II образуют элементы, токсичные даже в низких концентрациях. Однако некоторые из этих элементов, например молибден или йод, все же требуются отдельным видам растений. Высокая токсичность этих элементов является, по-видимому, одной из причин их низкого содержания в растительных тканях. В группу III объединяют элементы, играющие пассивную роль в эволюции и не включенные в биохимические процессы организмов. Типичными их представителями выступают металлы платиновой группы и актиноиды.

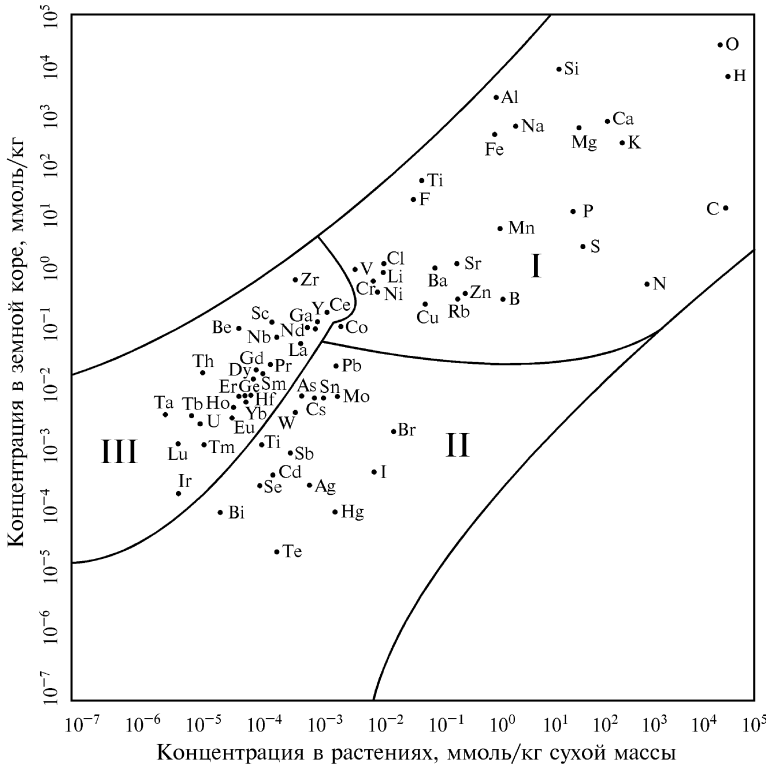


Рис. 1.1. Соотношение средних концентраций химических элементов в растениях и в земной коре [по: Markert, 1996]:
объяснение в тексте

Химические элементы подразделяют на элементы **необходимые** и **полезные** для растений (рис. 1.2). Термин «необходимый питательный элемент» предложен для обозначения элементов, удовлетворяющих следующим требованиям:

- элемент обязателен для завершения жизненного цикла конкретного растения;
- элемент, участвующий в осуществлении физиологических функций, не может быть заменен другим элементом;
- элемент непосредственно вовлечен в метаболизм растений, например, как компонент его важной структуры или участник метаболизма на одной из его стадий (Arnon, Stout, 1939).

Однако термин «необходимый питательный элемент» условен. По мнению академика А. П. Виноградова (1952), все химические элементы так или иначе участвуют в метаболизме. Отсутствие сведений о физиологическом значении химического элемента указывает лишь на трудности их получения.

Сложности с использованием этого термина возникают, в частности, при сравнении особенностей высших и низших организмов, а также растений и животных.

1 H																	2 He						
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne						
11 Na	12 Mg																	13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr						
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe						
55 Cs	56 Ba	57 La	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn						
87 Fr	88 Ra	89 Ac	104 Ku																				




 Ca	Необходимые макроэлементы	 Na	Полезные элементы
 Mo	Необходимые микроэлементы		

Рис. 1.2. Элементы минерального питания растений

Так, до сих пор не доказана необходимость кальция и бора в жизни многих видов грибов. Животным также не нужен бор. Дискутируется необходимость кобальта для осуществления растением физиологических процессов. В то же время обнаружено положительное влияние на физиологические функции малых количеств кадмия и свинца, ранее рассматриваемых как токсичные элементы. Обладая определенной избирательностью, высшие растения все же не способны обеспечить абсолютную селективность по отношению к необходимым для них минеральным элементам на этапе их поглощения. До недавнего времени к бесспорно необходимым микроэлементам относили железо, марганец, цинк, медь, молибден, бор и хлор. В последнее время список необходимых для растений микроэлементов, составленный Х. Маршнером (1997), пополнился никелем.

Полезными называют такие питательные элементы, которые могут стимулировать рост и развитие растений, но не соответствуют в полной мере требованиям, предъявляемым к необходимым элементам. К полезным также относят элементы, необходимые только в определенных условиях или для некоторых видов растений. В настоящее время полезными для растений считают такие элементы, как кремний, кобальт, селен.

Вместе с тем следует иметь в виду, что развитие представлений о физиологической необходимости минеральных элементов тесно связано с научно-техническим прогрессом, особенно в области молекулярной биологии, аналитической химии и физики. Чрезвычайно сложно измерить следовое и ультраследовое количество химических элементов и доказать их роль в том или ином физиологическом процессе. Поэтому отдельные элементы, не обнаруживаемые лабораторными методами в питательных средах или воздухе, могут содержаться в них в виде примесей. Причем элементов в виде примесей оказывается достаточно для предотвращения проявления у организма симптомов их дефицита.

Особенно сложно отнести к определенной группе (необходимые или полезные) химические элементы, содержащиеся в организме в следовых количествах. Подтверждением тому служит недавний «перевод» никеля из числа полезных в список необходимых микроэлементов. В будущем, с разработкой новых методов, список необходимых элементов, возможно, будет расширен.

По физиологическим функциям в организме необходимые химические элементы делят на три основные группы: структурные, потенциалобразующие и выполняющие каталитические функции.

К *структурным* относят элементы (С, Н, О, N, S и др.), входящие в состав макромолекул (белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот) или придающие им механическую прочность и адекватную конформацию. Такую функцию могут в определенной степени выполнять микроэлементы бор и цинк. Цинк, например, участвует не только в каталитических реакциях, но в интеграции мембран и конформации ДНК растений. *Потенциалобразующие элементы* (К, Na и др.) необходимы для поддержания электрохимических потенциалов и осмотических функций клетки. В эту группу из микроэлементов входит только хлор, содержащийся главным образом в тех органах или компартаментах клеток растений, где он может накапливаться (вакуоль, замыкающие клетки устьиц).

Однако подавляющее большинство микроэлементов относится к третьей группе элементов, *выполняющих каталитические функции*. Их главная роль — участие в ферментативных реакциях организма.

Классификация элементов питания растений [Mengel, Kirkby, 1987]

Элемент питания	Форма поглощения	Биохимические функции
Группа 1: С, Н, О, N, S	CO_2 , HCO_3^- , H_2O , O_2 , NO_3^- , NH_4^+ , N_2 , SO_4^{2-} , SO_2^- . Ионы из почвенного раствора, газы из атмосферы	Главные структурные элементы органических веществ. Необходимые элементы для ферментных процессов. Участвуют в окислительно-восстановительных реакциях
Группа 2: P, B, Si	Фосфат, борная кислота или борат, силикат	Участвуют в образовании эфирных связей с природными спиртовыми группами. Участвуют в реакциях переноса энергии
Группа 3: K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	Ионы	Выполняют неспецифические функции, связанные с регуляцией осмотического потенциала. Более специфичны реакции, в которых ион обеспечивает оптимальную конформацию белков ферментов (активация ферментов). Образуют мостиковые связи. Балансировочные анионы, контролируют проницаемость мембран и величину электропотенциалов
Группа 4: Fe, Cu, Zn, Mo	Ионы или хелаты	Находятся преимущественно в форме хелатов, включенных в простетические группы ферментов. Участвуют в транспорте электронов путем изменения своей валентности

В литературе можно встретить и другие варианты классификации химических элементов. Например, одна из них, разработанная К. Менгелем и Э. Киркби (Mengel, Kirkby, 1987), основана на учете их физиологических функций и формы поглощения растением. Согласно этой классификации необходимые микроэлементы отнесены ко 2-й, 3- и 4-й группам (таблица).

В настоящем учебнике использована традиционная классификация химических элементов, которая несмотря на недостатки получила широкое распространение. В список обсуждаемых макроэлементов включены семь: азот (N), фосфор (P), сера (S), магний (Mg), кальций (Ca), калий (K) и кремний (Si). Шесть из них (N, P, S, Mg, Ca и K) относят к необходимым, тогда как кремний — к полезным растениям элементам. К необходимым микроэлементам отнесены восемь: железо (Fe), марганец (Mn), цинк (Zn), медь (Cu), молибден (Mo), никель (Ni), бор (B) и хлор (Cl). Кобальт (Co) и селен (Se) — элементы, полезные для растений.

Глава 2

МАКРОЭЛЕМЕНТЫ В РАСТЕНИЯХ, ИХ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ

2.1. АЗОТ

7
N
АЗОТ
14,007
$2s^2 2p^3$

Химический элемент главной подгруппы V группы второго периода периодической системы Менделеева. Природный азот состоит из двух стабильных изотопов ^{14}N — 99,635% и ^{15}N — 0,365%. Простое вещество азот — инертный двухатомный газ (N_2) без вкуса и запаха, составляет большую часть атмосферы: 75,6% (по массе) или 78,1% — (по объему). Азот, как и углерод (C), — важнейший конструктивный элемент, он входит в состав многих органических соединений (белков, аминокислот, нуклеиновых кислот и др.), обеспечивая необходимые условия для роста

и развития растений.

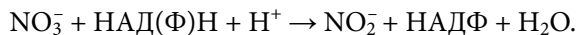
2.1.1. ВОССТАНОВЛЕНИЕ НИТРАТА

Атмосферный азот непосредственно не усваивается высшими растениями, они поглощают его из почвы в основном в форме минеральных ионов нитрата или аммония. Ассимиляция азота предполагает восстановление нитрата (NO_3^-) до аммония (NH_4^+) с последующим включением аммония в состав аминокислот:



Восстановление нитрата до аммония осуществляется в две стадии: 1) восстановление нитрата до нитрита (NO_2^-), катализируемое нитратредуктазой, 2) восстановление нитрита до аммония, катализируемое нитритредуктазой.

Нитратредуктаза (НР). Гем- и молибденсодержащий флавопротеин, катализирует восстановление нитрата (NO_3^-) до нитрита (NO_2^-):



Нитратредуктаза растений принадлежит к широко распространенному у эукариот (растений, грибов, дрожжей, водорослей) семейству ассимиляторных белков, относящихся к классу молибденсодержащих ферментов. У высших растений НР — димер молекулярной массой 200–270 кД. Каждая его субъединица может са-

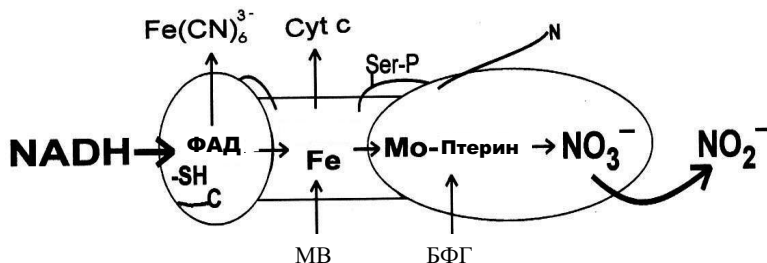


Рис. 2.1. Модель субъединицы нитратредуктазы растений [Campbell, 1999]:

МВ — метилвиологен, БФГ — бромфеноловый голубой

мостоятельно участвовать в восстановлении нитрата до нитрита и состоит из трех простетических групп (рис. 2.1): флавинадениндинуклеотида (ФАД) (диафоразный компонент), цитохрома b_{557} и молибденового кофактора (Мо-кофактор). Перенос электронов от восстановленных эквивалентов (НАД(Ф)Н) к нитрату осуществляется этими простетическими группами последовательно.

Для активации фермента необходима его димеризация, в результате которой возможно образование как димера, так и тетрамера (димера димеров). Нитратредуктаза грибов и водорослей использует в качестве донора электронов преимущественно НАД(Ф)Н. У эукариот и бактерий нитратредуктазы различаются структурой Мо- и Fe-содержащих частей. Бактериальный Мо-кофактор молибдоптерингуаниндинуклеотид (MGD) отличается от эукариотического дополнительным нуклеотидом. Бактериальные НР характеризуются наличием в качестве переносчиков электронов железосерных $[4Fe-4S]$, тогда как НР эукариот — Fe-гемовых окислительно-восстановительных центров. Диафоразная часть фермента термолabile и не подвержена окислительно-восстановительным превращениям. Терминальная часть НР устойчива к нагреванию, ее активность подавляется металлсвязывающими ингибиторами и регулируется окислительно-восстановительными реакциями.

Нитратредуктаза относится к полифункциональным ферментам и несет несколько окислительно-восстановительных центров, участвующих в восстановлении различных субстратов. Простетическая группа ФАДН₂ восстанавливает не только нитрат, но также Fe(III) в форме цитрата или цианида. Скорость восстановления железа составляет примерно 5% от скорости восстановления нитрата. Допускается возможность участия НР в восстановлении комплексов железа с сидерофорами, синтезируемыми микроорганизмами (см. 7.3.2).

Можно выделить два этапа синтеза НР в растениях: синтез полипептидных цепей субъединиц фермента и присоединение к неактивному предшественнику НР Мо-кофактора. При недостатке молибдена в растениях накапливается много предшественников НР, которые не имеют в своем составе молибдена и не обладают нитратредуктазной активностью. Под действием молибдена формируются активные формы НР. Дефицит молибдена, а также железа в среде приводит к существенному подавлению активности энзима и повышению концентрации нитрата в растениях.

В растениях одновременно может находиться несколько форм НР. У сои обнаружены три изоформы НР: две конститутивные с оптимумом рН 6,5 и одна нитратиндуцибельная с оптимумом рН 7,5. При наличии в среде нитрата активность фермента многократно увеличивается, а концентрация аминокислот уменьшается. Индукция синтеза НР происходит на уровне мРНК. Нитрат оказывает стабилизирующее действие на НР, защищая фермент от действия протеиназ.

Кроме нитрата повышение активности фермента вызывают цитокинины и этилен, а также некоторые органические кислоты и сульфат аммония при рН 3,0. Генетический контроль синтеза НР осуществляется генами двух классов: *Nia* и *Snx*. Гены класса *Nia* контролируют синтез молекулы апоэнзима, тогда как гены класса *Snx* — молекулы Мо-кофактора. В регуляции экспрессии генов, кодирующих НР, а также нитритредуктазу, важную роль играет нитрат. Нитрат в концентрациях меньше 1 мкмоль/л может специфически индуцировать экспрессию этих генов в корнях и листьях растений в течение 15 мин. Аналогичным образом запускается синтез пластидных компонентов клетки, связанных с поставкой редуцирующих эквивалентов в реакциях ассимиляции нитрата и нитрита: ферредоксин-НАДФ⁺-редуктазы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы. Кроме того, нитрат индуцирует экспрессию генов, кодирующих образование ферментов, участвующих в ассимиляции аммония: глутаминсинтетазы (ГС), глутаматсинтазы (ГОГАТ), фосфоэнолпируваткарбоксилазы, пируваткиназы, цитратсинтазы, изоцитратдегидрогеназы. Причем вызываемая нитратом экспрессия генов этих ферментов сопровождается активацией в клетке синтеза глутамата, глутамина, органических кислот, особенно 2-оксоглутарата. В то же время синтез крахмала уменьшается, так как нитрат подавляет экспрессию генов, контролирующих синтез АДФ-глюкозофосфорилазы — ключевого фермента в синтезе крахмала. Изучение свыше 5000 генов и клонов у арабидопсиса позволило идентифицировать 40 транскриптов, образуемых вследствие краткосрочной обработки нитратом. Эти транскрипты вовлечены в регуляцию различных процессов, связанных с транспортом и ассимиляцией нитрата. Индукция в присутствии нитрата синтеза ферментов окислительного пентозофосфатного цикла позволяет предположить, что эта форма азота вовлечена в регуляцию биосинтеза нуклеотидов.

Предполагают существование нескольких механизмов передачи сигнала от нитрата к генам, запускающего их экспрессию:

- нитрат на поверхности клетки связывается с белком-рецептором, который передает сигнал белку-трансактиватору и тем самым активизирует его;
- нитрат проникает в клетку, связывается с промежуточным «рецептором», который, в свою очередь, активизирует белок-трансактиватор;
- с помощью оксида азота, образующегося на плазмалемме в результате восстановления нитрата.

В растительном организме нитрат стимулирует дыхание, ветвление корней, развитие корневых волосков, т. е. вызывает общие изменения в процессах, связанных с приспособлением растений к нитратному питанию. Предположительно в регуляцию этих процессов может быть вовлечен транскрипционный фактор (MADS-тип), образование которого при участии нитрата показано в корнях арабидопсиса.

Трансгенные растения, лишённые этого фактора, не способны формировать боковые корни в ответ на появление нитрата в среде. Однако если концентрация нитрата в растительных тканях высока, образование боковых корней подавляется, по-видимому, в ответ на сигнал, поступающий из побега. Предполагают, что нитрат не влияет на гены, контролирующие образование Mo-кофактора (подробнее см. 3.5).

Цитозольная нитратредуктаза. В растительной клетке НР сосредоточена главным образом в цитозоле — возможно, вследствие ее непрочных связей с мембранами. Однако в ряде случаев выявлена связь этого фермента с ламеллярными структурами и стромой хлоропластов. Обсуждается возможность локализации фермента на мембранах эндоплазматического ретикулума и в плазмалемме.

В фотосинтезирующих клетках восстановленные кофакторы для НР образуются в реакциях фотосинтеза или дыхания (рис. 2.2). Поскольку для восстановления нитрата необходима энергия фотосинтеза, на свету восстановление нитрата стимулируется. В результате в листьях концентрация нитрата днем обычно снижается, а ночью повышается. Органические кислоты, образуемые в процессе дыхания, необходимы для:

- поддержания уровня рН в цитоплазме, изменяющегося вследствие восстановления нитрата;
- связывания аминокислот в процессе синтеза аминокислот (рис. 2.2).

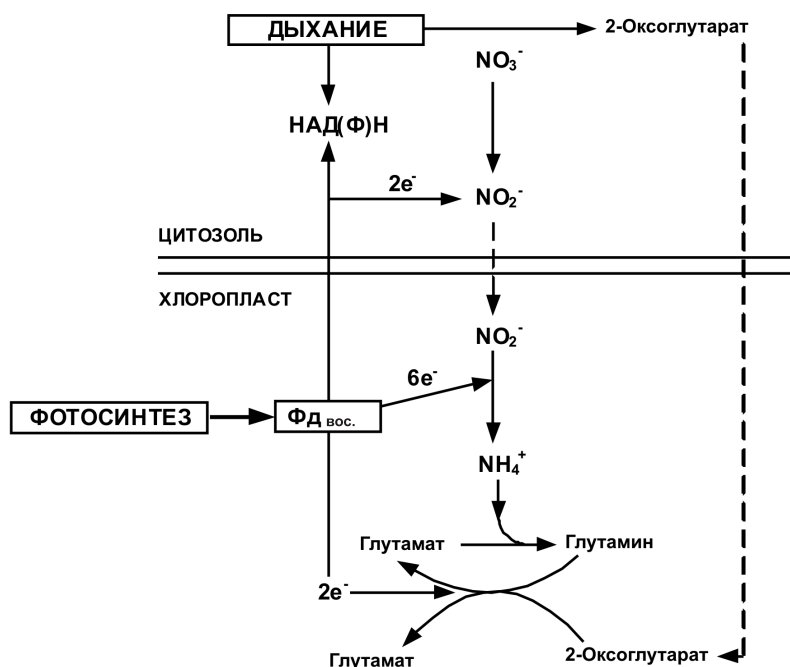


Рис. 2.2. Схема взаимодействия процессов фотосинтеза, дыхания и ассимиляции азота [Foyer, Noctor, 2002]:

объяснения в тексте

Не случайно, возобновление снабжения азотом растений, испытывающих недостаток этого элемента, сопровождается усилением их дыхания.

В зеленых листьях каталитическая активность НР быстро изменяется в результате обратимого фосфорилирования остатка серина. При наличии двухвалентных катионов фосфорилированная форма НР становится абсолютно неактивной.

Восстановление нитрата в цитоплазме может быть лимитировано недостатком нитрата, если его концентрация меньше значения K_M (константа Михаэлиса—Ментен характеризует сродство фермента/транспортера к субстрату), равного 50 мкмоль/л. В цитоплазме растений столь низкие концентрации нитрата встречаются редко. В листьях ячменя, гороха и шпината концентрация нитрата находится в диапазоне от 3 до 10 ммоль/л, а в клетках ризодермы и коры корней превышает 2 ммоль/л. Кроме того, относительно высокий уровень нитрата в цитоплазме может поддерживаться благодаря его притоку из вакуолей, где запасается избыток клеточного нитрата.

Плазмалемная нитратредуктаза. Представления о том, что восстановление нитрата до нитрита осуществляется исключительно в цитоплазме, претерпели изменения после того, как НР была обнаружена на внешней стороне плазматической мембраны растительной клетки. Непосредственная связь этого фермента с мембраной осуществляется с помощью молекулы гликозилфосфатидинозитола. Следовательно, НР плазмалеммы — истинно мембранный фермент. Нитратредуктазу обнаруживают и на внутренней стороне плазмалеммы. Однако эта форма НР, представленная растворимым белком, слабо ассоциирована с плазмалеммой и отличается от ее цитозольного аналога лишь гидрофобными свойствами. Нитратредуктаза, ассоциированная с внешней стороной плазмалеммы, — типичная оксидоредуктаза, участвует в нескольких окислительно-восстановительных реакциях. Этот фермент представляет собой гем- и молибденсодержащий флавопротеин, т. е. и по своей структуре, и по функциям сходен с НР цитоплазмы.

Нитратредуктаза плазмалеммы корней дополнительно катализирует перенос электронов от сукцината на нитрат с образованием фумарата и нитрита (рис. 2.3). В этой реакции предположительно задействован домен ФАД или связанный с ним белок. Домен молекулы НР корней, содержащий молибдоптерин или гем, соединяется с ФАД или другим флавопротеином нековалентной связью.

Оба донора электронов (НАДН и сукцинат) не могут действовать совместно. Следовательно, в реакции с участием этих доноров электронов вовлечен один и тот же фермент. В непосредственном связывании НАДН и сукцината задействованы различные участки молекулы этого фермента. Нитратредуктаза плазмалеммы корней характеризуется существенно варьирующими в зависимости от величины рН значениями K_M для нитрата: 35–153 мкмоль/л. Максимальное сродство фермента к обоим субстратам (нитрату или сукцинату) отмечено при рН 5,6.

Сукцинат — один из главных компонентов экссудатов корней растений и его количество в апопласте корней не лимитировано. Возможно, по этой причине в течение суток ассимиляция нитрата в корнях проходит две независимые стадии. Ночью нитрат восстанавливается апопластной НР с использованием в качестве донора электронов сукцината, а днем — цитозольной НР с использованием НАДН. Та-

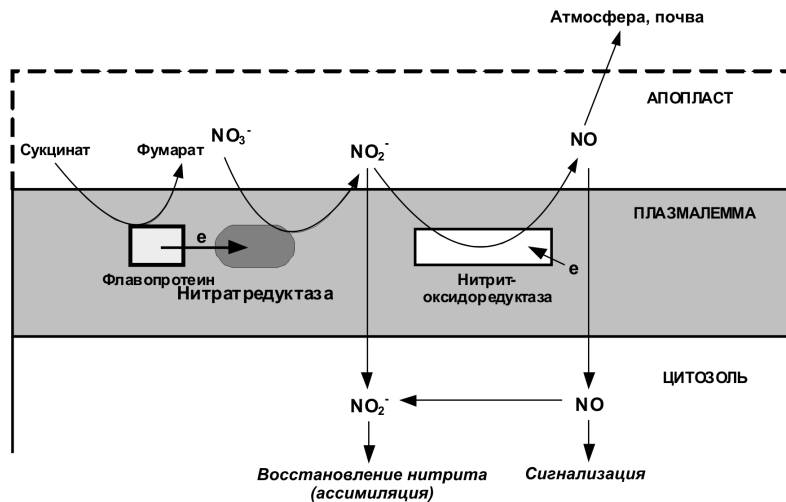


Рис. 2.3. Реакции восстановления нитрата на плазмалемме корней растений [Meyer, Stöhr, 2003]

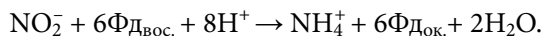
ким образом, вклад плазмалеммной и цитозольной НР в ассимиляцию нитрата в корнях растений зависит от времени суток и концентрации нитрата в среде.

Изменения внешней концентрации нитрата могут сказываться на количественном распределении НР между цитоплазмой и плазмалеммой в корневых клетках: в корнях табака отмечают доминирование цитозольной НР при увеличении концентрации нитрата в среде до 5 ммоль/л. В этих условиях отмечена максимальная скорость роста побега и минимальная скорость роста корней. Нитрат в более высоких концентрациях подавлял активность НР в цитоплазме и стимулировал активность плазмалеммной НР обеих форм: сукцинатзависимой и НАДН-зависимой, с достижением максимальной активности при концентрации нитрата 25 ммоль/л. Столь высокий уровень активности НР сопровождался, с одной стороны, низким уровнем аккумуляции нитрата в корнях и побегах, а с другой, — подавлением роста растений. Активность плазмалеммной НР в листьях, в отличие от ее активности в корнях, возрастала с увеличением концентрации нитрата в среде. По-видимому, повышение активности НР в корнях при высокой концентрации внешнего нитрата — реакция растений, направленная на ограничение негативного действия избытка нитрата.

Нитратредуктаза плазмалеммы корней может выполнять функции сенсора нитрата. У хлореллы этот фермент вовлечен в процесс поглощения нитрата, регулируемого синим светом. В обнаружении нитрата, скорее всего, задействована сукцинатзависимая форма плазмалеммной НР корней. Этот фермент находится на внешней стороне мембраны и способен регулировать метаболизм азота и углерода. Механизм передачи сигнала связывают с образованием нитрита и оксида азота (NO). Нитрит, продуцируемый плазмалеммной НР, может не только ассимилироваться внутри клетки, но и трансформироваться в ее апопласте: восстанавливаться

до аммония или газообразных азотистых соединений, таких, как оксид азота. Молекула последнего не несет заряда, поэтому может легко проникать через плазмалемму путем диффузии и индуцировать в цитозоле вторичные реакции, связанные с ассимиляцией азота.

Нитритредуктаза (НиР). Этот белок, мономер молекулярной массой 60–63 кД, содержит в качестве простетических групп железо в форме нековалентно связанного гема и железо-серного кластера $[4\text{Fe}-4\text{S}]^+$. В растениях, водорослях, цианобактериях НиР участвует в восстановлении нитрита до аммиака:



Донором электронов в этой реакции служит восстановленный ферредоксин (Фд). В зеленых листьях он генерируется ФС I. В нефотосинтезирующих тканях высших растений (корнях) Фд восстанавливается НАДФ. Гемовая форма НиР непосредственно связывает нитрит (рис. 2.4).

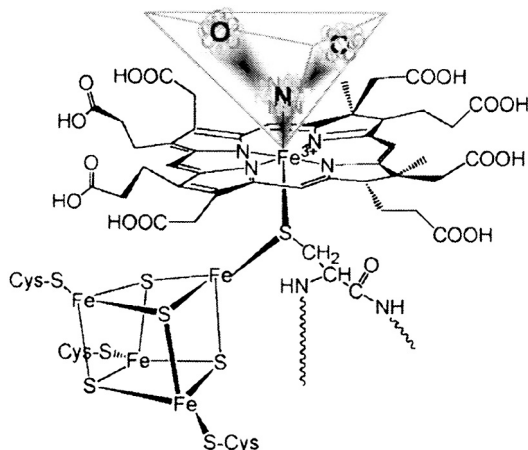


Рис. 2.4. Связывание нитрита активной частью окисленной формы нитритредуктазы шпината [Hase et al., 2006]

Промежуточной формой нитритредуктазы в каталитическом цикле является ее сирогем/NO-комплекс. Этот комплекс восстановлен в большей степени по сравнению с окисленной формой фермента, связанной с нитритом. В целом восстановление нитрита до аммония — энергоемкая реакция, потребляющая около 75% энергии восстановления, затрачиваемой на весь процесс восстановления нитрата до аммония.

У фотосинтезирующих эукариот этот растворимый фермент локализован в строме хлоропластов, а в корнях и других гетеротрофных органах — в пластидах. Первоначально НиР синтезируется в цитоплазме в форме белка-предшественника с N-терминальным транзитным пептидом, который переносит этот фермент к органеллам. В семенах горчицы идентифицированы также формы НиР, расположенные за пределами хлоропластов.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Список сокращений	6
Глава 1. Классификация элементов минерального питания растений	7
Глава 2. Макроэлементы в растениях, их формы и функции.....	12
2.1. Азот	—
2.1.1. Восстановление нитрата	—
2.1.2. Ассимиляция аммония.....	19
2.1.3. Регуляция ассимиляции азота	26
2.1.4. Оксид азота и его функции	29
2.2. Фосфор	35
2.3. Сера	39
2.4. Магний	46
2.5. Кальций.....	50
2.6. Калий	57
2.7. Кремний	61
Глава 3. Микроэлементы в растениях, их формы и функции	69
3.1. Железо	—
3.2. Марганец.....	81
3.3. Цинк	83
3.4. Медь	89
3.5. Молибден	92
3.6. Никель	100
3.7. Бор	102
3.8. Хлор.....	109
3.9. Кобальт.....	110
3.10. Селен.....	113
Глава 4. Поглощение элементов минерального питания растениями.....	117
4.1. Корень как орган поглощения элементов питания.....	—
4.1.1. Строение корня.....	—
4.1.2. Корневые системы	121
4.1.2.1. Морфологическое строение.....	—
4.1.2.2. Распределение корневых систем в почве.....	122
4.2. Поступление элементов минерального питания в клетку и корень.....	126
4.2.1. Кинетика поглощения ионов.....	—
4.2.2. Поступление ионов в апопласт	130
4.2.3. Транспорт ионов через мембраны.....	132
4.2.3.1. Структура мембран.....	—
4.2.3.2. Движущие силы транспорта.....	133
4.2.3.3. Общая характеристика белков, транспортирующих элементы минерального питания.....	141
4.2.3.4. Общая характеристика белков, транспортирующих органические соединения.....	143
4.2.4. Поглощение макроэлементов	145
4.2.4.1. Азот	—
4.2.4.2. Фосфор.....	150
4.2.4.3. Сера.....	152
4.2.4.4. Магний	153
4.2.4.5. Кальций.....	154
4.2.4.6. Калий	156
4.2.4.7. Кремний.....	159
4.2.5. Поглощение микроэлементов.....	160
4.2.5.1. Общая характеристика поглотительных систем	—
4.2.5.2. Железо.....	162

4.2.5.3. Марганец.....	167
4.2.5.4. Цинк.....	—
4.2.5.5. Медь.....	168
4.2.5.6. Молибден.....	169
4.2.5.7. Никель.....	—
4.2.5.8. Бор.....	—
4.2.5.9. Хлор.....	170
4.2.5.10. Кобальт.....	—
4.2.5.11. Селен.....	171
4.2.6. Особенности поглощения элементов минерального питания в почве.....	—
Глава 5. Транспорт элементов минерального питания в растениях.....	180
5.1. Радиальный транспорт в корне.....	—
5.1.1. Общая характеристика.....	—
5.1.2. Транспорт макроэлементов.....	183
5.1.3. Транспорт микроэлементов.....	186
5.2. Транспорт по ксилеме.....	188
5.2.1. Общая характеристика.....	—
5.2.2. Транспорт макроэлементов.....	191
5.2.3. Транспорт микроэлементов.....	195
5.3. Транспорт по флоэме.....	199
5.3.1. Общая характеристика.....	—
5.3.2. Транспорт макроэлементов.....	201
5.3.3. Транспорт микроэлементов.....	204
5.4. Обмен растворами между ксилемой и флоэмой.....	206
5.5. Роль дальнего транспорта в сигнализации.....	207
5.6. Транспорт внутри клеток.....	211
5.6.1. Транспорт макроэлементов.....	—
5.6.2. Транспорт микроэлементов.....	215
5.7. Взаимодействие ионов.....	216
Глава 6. Ремобилизация элементов минерального питания в растениях.....	221
6.1. Ремобилизация на стадии прорастания семян.....	—
6.1.1. Динамика ремобилизации элементов.....	—
6.1.2. Механизмы ремобилизации элементов.....	227
6.2. Ремобилизация на вегетативной и репродуктивной стадиях развития растений.....	234
6.2.1. Вегетативная стадия.....	—
6.2.2. Репродуктивная стадия.....	235
Глава 7. Элементы минерального питания в почве.....	242
7.1. Формы и содержание макроэлементов.....	—
7.1.1. Азот.....	—
7.1.2. Фосфор.....	248
7.1.3. Сера.....	250
7.1.4. Магний.....	251
7.1.5. Кальций.....	252
7.1.6. Калий.....	—
7.1.7. Кремний.....	254
7.2. Формы и содержание микроэлементов.....	255
7.2.1. Железо.....	—
7.2.2. Марганец.....	256
7.2.3. Цинк.....	258
7.2.4. Медь.....	260
7.2.5. Молибден.....	—
7.2.6. Никель.....	262
7.2.7. Бор.....	—

7.2.8. Хлор.....	263
7.2.9. Кобальт.....	264
7.2.10. Селен.....	265
7.3. Доступность элементов минерального питания растениям.....	266
7.3.1. Показатели доступности элементов растениям.....	—
7.3.2. Влияние свойств почвы на доступность элементов растениям.....	271
Глава 8. Комплексы микроэлементов.....	288
8.1. Общие сведения. Химические свойства.....	—
8.2. Комплексы микроэлементов в почвах и растениях.....	292
8.2.1. Комплексы микроэлементов в почвах.....	—
8.2.2. Комплексы микроэлементов в растениях.....	297
8.3. Роль комплексонов в усвоении микроэлементов корнями растений.....	299
8.4. Роль комплексонов в усвоении микроэлементов побегами растений.....	306
8.4.1. Железо.....	—
8.4.2. Другие микроэлементы.....	314
Глава 9. Дефицит элементов минерального питания растений.....	316
9.1. Функциональные нарушения и визуальные симптомы.....	—
9.1.1. Дефицит макроэлементов.....	—
9.1.1.1. Азот.....	—
9.1.1.2. Фосфор.....	—
9.1.1.3. Сера.....	317
9.1.1.4. Магний.....	318
9.1.1.5. Кальций.....	319
9.1.1.6. Калий.....	—
9.1.1.7. Кремний.....	320
9.1.2. Дефицит микроэлементов.....	—
9.1.2.1. Железо.....	—
9.1.2.2. Марганец.....	322
9.1.2.3. Цинк.....	323
9.1.2.4. Медь.....	325
9.1.2.5. Молибден.....	326
9.1.2.6. Никель.....	327
9.1.2.7. Бор.....	—
9.1.2.8. Хлор.....	328
9.1.2.9. Кобальт.....	329
9.1.2.10. Селен.....	—
9.2. Диагностика обеспеченности растений элементами минерального питания.....	330
9.3. Устойчивость растений к дефициту элементов минерального питания.....	334
9.3.1. Общая характеристика механизмов адаптации.....	—
9.3.2. Адаптация к дефициту макроэлементов.....	340
9.3.2.1. Азот.....	—
9.3.2.2. Фосфор.....	—
9.3.2.3. Сера.....	343
9.3.2.4. Магний.....	344
9.3.2.5. Калий.....	—
9.3.3. Адаптация к дефициту микроэлементов.....	346
9.3.3.1. Железо.....	—
9.3.3.2. Другие микроэлементы.....	359
9.4. Эффективность использования растениями элементов минерального питания.....	361
9.4.1. Общая характеристика.....	—
9.4.2. Эффективность усвоения отдельных элементов.....	363
9.4.2.1. Железо.....	—
9.4.2.2. Марганец.....	365
9.4.2.3. Цинк.....	366

Глава 10. Токсичность химических элементов	368
10.1. Токсичность макроэлементов.....	—
10.1.1. Критические концентрации.....	—
10.1.2. Функциональные нарушения у растений при избытке макроэлементов.....	369
10.1.3. Механизмы устойчивости растений к избытку макроэлементов.....	372
10.2. Токсичность микроэлементов (тяжелых металлов).....	374
10.2.1. Критические концентрации.....	—
10.2.2. Функциональные нарушения у растений при избытке микроэлементов (тяжелых металлов).....	382
10.2.2.1. Общие нарушения.....	—
10.2.2.2. Нарушения при избытке отдельных элементов.....	385
10.2.3. Механизмы устойчивости растений к избытку микроэлементов (тяжелых металлов).....	391
10.2.3.1. Избегание.....	—
10.2.3.2. Исключение.....	—
10.2.3.3. Имобилизация.....	393
10.2.3.4. Выделение.....	402
10.2.3.5. Ферментативные изменения.....	403
10.2.3.6. Роль оксида азота в повышении устойчивости растений к тяжелым металлам.....	404
10.3. Устойчивость растений-гипераккумуляторов к тяжелым металлам.....	406
10.3.1. Представители растений-гипераккумуляторов.....	—
10.3.2. Транспортные системы.....	407
10.3.3. Биологическое значение гипераккумуляции тяжелых металлов.....	409
10.4. Фиторемедиация.....	—
10.4.1. Фитоэкстракция.....	410
10.4.1.1. Естественная фитоэкстракция.....	—
10.4.1.2. Индуцированная фитоэкстракция.....	415
10.4.2. Фитостабилизация.....	417
10.4.3. Перевод загрязняющих веществ в летучие формы.....	418
10.4.4. Ризофильтрация.....	—
10.4.5. Искусственное заболачивание территорий.....	—
Глава 11. Алюмоустойчивость растений	420
11.1. Токсичность алюминия для растений.....	—
11.1.1. Формы и содержание алюминия в почве.....	—
11.1.2. Симптомы токсичности у растений.....	421
11.2. Механизмы устойчивости растений к избытку алюминия.....	426
11.2.1. Стратегии исключения алюминия из растений.....	—
11.2.2. Обезвреживание алюминия внутри клеток.....	428
Глава 12. Растения в условиях засоления	429
12.1. Токсическое действие солей на растения.....	—
12.1.1. Механизмы.....	—
12.1.2. Функциональные нарушения у растений.....	430
12.2. Механизмы устойчивости растений к засолению.....	432
12.2.1. Классификация механизмов.....	—
12.2.2. Устойчивость к осмотическому стрессу.....	—
12.2.3. Устойчивость к ионному стрессу: ограничение транспорта солей в побег.....	438
12.2.4. Устойчивость растительных тканей.....	440
12.3. Растения-галофиты.....	442
12.4. Пути повышения устойчивости растений к засолению.....	443
Глава 13. Почвенные организмы и минеральное питание растений	445
13.1. Роль корней в формировании сообщества ризосферных микроорганизмов.....	—
13.2. Биологическая фиксация атмосферного азота.....	448
13.2.1. Биологические системы фиксации азота.....	—
13.2.1.1. Симбиотические системы.....	—

13.2.1.2. Ассоциативные организмы и эндофиты.....	457
13.2.1.3. Свободноживущие микроорганизмы	459
13.2.2. Факторы, влияющие на азотфиксацию	460
13.3. Микоризы.....	461
13.3.1. Общая характеристика.....	—
13.3.2. Классификация микориз	462
13.3.3. Развитие микориз	464
13.3.4. Роль микориз в минеральном питании растений	467
13.3.4.1. Везикулярно-арбускулярные микоризы.....	468
13.3.4.2. Эктомикоризы.....	473
13.3.5. Роль микориз в модификации толерантности растений к токсичным элемен- там	477
13.3.6. Роль микориз в подавлении корневых патогенных организмов	478
13.3.7. Роль микориз в формировании структуры почвы.....	479
13.3.8. Практические аспекты применения микориз	—
13.4. Свободноживущие ризосферные микроорганизмы	—
13.4.1. Общая характеристика.....	—
13.4.2. Роль микроорганизмов в минеральном питании растений	480
13.5. Беспозвоночные животные почвы.....	484
Глава 14. Оптимизация минерального питания растений	489
14.1. Продукция растениеводства и здоровье человека	—
14.2. Минеральные удобрения.....	494
14.2.1. Удобрения первостепенной необходимости.....	496
14.2.1.1. Азотсодержащие удобрения	—
14.2.1.2. Фосфорсодержащие удобрения.....	501
14.2.1.3. Калийсодержащие удобрения	502
14.2.1.4. Комплексные удобрения, содержащие азот, фосфор и калий	503
14.2.2. Удобрения второстепенной необходимости.....	—
14.2.3. Микроудобрения	504
14.2.3.1. Железосодержащие удобрения	—
14.2.3.2. Марганецсодержащие удобрения.....	506
14.2.3.3. Цинксодержащие удобрения.....	507
14.2.3.4. Медьсодержащие удобрения	508
14.2.3.5. Молибденсодержащие удобрения	—
14.2.3.6. Борсодержащие удобрения.....	509
14.2.3.7. Кобальтсодержащие удобрения.....	510
14.2.3.8. Селенсодержащие удобрения.....	—
14.2.3.9. Микроэлементы в составе комплексных удобрений.....	511
14.2.3.10. Специальные удобрения.....	—
14.2.3.11. Микроэлементы-примеси	513
14.2.4. Способы применения удобрений	514
14.2.5. Экологические аспекты применения удобрений.....	520
14.3. Биотехнологии.....	523
Определитель симптомов дефицита макро- и микроэлементов у растений по визуальным признакам	530
Рекомендуемая литература.....	533

Учебное издание

Николай Петрович Битюцкий

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Учебник

Редактор *Т. Н. Пескова*
Компьютерная верстка *А. М. Вейшторг*

Подписано в печать 16.06.2014. Формат 70×100¹/₁₆.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 43,88 + вкл. 0,5 л.
Тираж 200 экз. Заказ № 99

Издательство СПбГУ.
199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, д. 11/21

Тел./факс (812) 328-44-22
E-mail: info@unipress.ru
www.unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41