

## НИТРАТ И АММОНИЙ КАК СИГНАЛЬНЫЕ АГЕНТЫ: ОТ РАСТЕНИЯ ДО ЦЕНОЗА

А. В. Никитин, Р. К. Брускова, С. Ф. Измайлов

Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН

nitrogenexchange@mail.ru

Нитрат и аммоний, основные источники связанного азота для растений, проявляют свои физико-химические свойства в связи с широким спектром факторов географической среды — минеральным составом, рН и микробиоценозом субстрата, гидрологическим и тепловым режимами и др. В частности, от них зависит подвижность указанных ионов, сопряженная с интенсивностью вовлечения в биогеохимические циклы.  $\text{NO}_3^-$  миграционно активен в луговых, степных, окультуренных почвах, тогда как  $\text{NH}_4^+$  — в лесных и болотных. На этой основе можно предложить типологию ландшафтов, определяющую эколого-генетическую специфику растений по типу и концентрациям оптимального для них N-субстрата. Нитрат прежде всего используют мезо- и эутрофные мезофиты (среди них большинство культурных видов), аммоний — олиготрофные ацидофильные гелофиты (*Ericaceae* и т. п.).

Миграционная активность нитрата/аммония предполагает существенную пространственно-временную вариабельность их концентраций в субстрате. Это создает предпосылки для формирования у растений рецепторов и транспортеров указанных ионов высокого и низкого сродства. В последние годы обнаружена группа белков, сочетающих сенсинг и транспорт нитрата и называемых трансцепторами [6]. Среди них универсальный NRT1.1, адаптирующийся через автофосфорилирование к уровню  $\text{NO}_3^-$  в среде и запускающий концентрационно-специфичные сигнальные пути. Рецепция нитрата и аммония воспринимается первым актом в регуляции экспрессии более половины растительного генома.

Поглощенный нитрат восстанавливается в цитозоле  $\text{NO}_3^-$  индуцибельной нитратредуктазой. После насыщения своего метаболического пула он запасается в вакуолярном компартменте. Аммоний, позитивно регулируя широкий круг стартовых ферментов N-метаболизма, обеспечивает условия для своей быстрой ассимиляции в форме амидов и аминокислот. Оба иона служат информационными сигналами и для углеродного обмена, обеспечивая через каскад прямых и анаплеротических реакций

наработку восстановительных эквивалентов и С-акцепторов аммиака. Нами показано осуществление такого репрограммирования с участием  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$  уже на стартовом уровне диссимилиации сахарозы сахарозосинтазой [1; 2]. Другими ключевыми нитратзависимыми звеньями С-метаболизма являются распад крахмала [4] и фотосинтез. Весьма вероятно их позитивная регуляция также и аммонием. Относительные вклады обоих ионов в сигналинг стартовых путей углеродного обмена зависят от видовой специфики объектов. Соотношение между основными проявлениями автотрофии — фотосинтезом и усвоением минерального азота — регулируется С/Ν-балансом всего растения.

Нитрат и аммоний модулируют метаболизм и транспорт гормонов, модифицируя морфогенетические процессы целого растения. Так, при низком уровне  $\text{NO}_3^-$  происходит удлинение корней, высоком — их ветвление. Последняя реакция запускается и сорбируемым почвой  $\text{NH}_4^+$ . Архитектоника корневой системы оптимизируется указанными ионами в соответствии со стратегиями ростового поиска богатого азотом субстрата или его локального освоения. В соответствии с этим можно предположить полиморфизм морфологических ответов корней на разные концентрации аммония у видов, сложившихся на подзолистых и болотных почвах с высокой подвижностью  $\text{NH}_4^+$ .

Запускаемая нитратом и/или аммонием адаптивная реорганизация архитектоники корневой системы имеет значение на популяционном уровне как средство в конкуренции индивидов за эдафические ресурсы. Такая перестройка также может сокращать потери экосистемой нитрата, способного легко вымываться из почв. В итоге повышается эффективность использования связанного азота растительным покровом в целом. Другим ярким примером сигнального действия нитрата на уровне ценоза является стимуляция прорастания растений [3]. Прерывание покоя может иметь место как для почвенного банка семян на старте сукцессии, так и при начале сезонного роста в субклимаксных сообществах. В пользу последнего предположения свидетельствует универсальный для разнородных ландшафтов максимум уровня нитрата в среде перед началом вегетации [5; 7; 8]. Вопрос о регуляции прорастания аммонием остается открытым.

Таким образом, сигнальное действие нитрата/аммония проявляется на всех уровнях организации жизни от молекулярного до надорганизменного. Через изменение основных регуляторных, метаболических и ростовых процессов у автотрофных растений оно интенсифицирует биогеохимические циклы разных биофильных элементов в ценозе в целом.

## Литература

1. Брускова Р. К., Никитин А. В., Сацкая М. В., Измайлов С. Ф. Действие нитрата на сахарозосинтазу растений гороха // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 1. С. 85–91.
2. Никитин А. В., Брускова Р. К., Андреева Т. М., Измайлов С. Ф. Действие аммония на сахарозосинтазу в корнях растений гороха // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 1. С. 76–80.
3. *Alboresi A., Gestin C., Leudecker M. T., Bedu M., Meyer C., Truong H. N.* Nitrate, a signal relieving seed dormancy in *Arabidopsis* // *Plant Cell Environ.* 2005. V. 28, № 4. P. 500–512.
4. *Appenroth K. J., Ziegler P.* Light-induced degradation of storage starch in turions of *Spirodela polyrhiza* depends on nitrate // *Plant Cell Environ.* 2008. V. 31, № 10. P. 1460–1469.
5. *Austin A., Yahdjian L., Stark J. M., Belnap J., Porporato A., Norton V., Ravetta D. A., Schaeffer S. M.* Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems // *Oecologia.* 2004. V. 141, № 2. P. 221–235.
6. *Gojon A., Krouk G., Perrine-Walker F., Laugier E.* Nitrate transceptor(s) in plants // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62, № 7. P. 2299–2308.
7. *Jorgensen E. E., Holub S., Mayer P. M. et al.* Ecosystem stress from chronic exposure to low-levels of nitrate // Oklahoma. Environmental Protection Agency, 2005. 48 p.
8. *Judd K. E., Likens G. E., Groffman P. M.* High nitrate retention during winter in soils of the Hubbard Brook Experimental Forest // *Ecosystems.* 2007. № 10. P. 217–225.

### NITRATE AND AMMONIUM AS SIGNAL AGENTS: FROM PLANT TO BIOCENOSIS

*A. V. Nikitin, R. K. Brusikova, S. F. Izmailov*  
*Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Science*

**Summary.** The authors examine the role of nitrate and ammonium, one exhibited on different levels of plant organization — from molecular to ecosystem one.