

## §4 N、S、P的同化

### 一 氮素同化

- (一) 氮的循环：N以多种形态存在于自然界中，各种形式间通过物理、化学、生物等过程的转变，构成了nitrogen cycle.
- 自然界中，大气N含量为78%以上，是最大的N库，但多数高等植物不能直接利用大气N。
  - 地球上N的固定：
    - 闪电： $<10^7 \text{ T/year}$
    - 陆生生物固氮： $9\sim14 \times 10^7 \text{ T/year}$
    - 水生生物固氮： $3\sim30 \times 10^7 \text{ T/year}$
    - N化肥人工合成： $8 \times 10^7 \text{ T/year}$

### 3. 土壤中氮化物的形态与转化

- 土壤中的N分为
  - 无机N：占1~2%，主要是 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NH}_4^+$
  - 有机N：动植物残体和土壤腐殖质，如：AA,  $\text{NH}_4^+$
- 水解 hydrolysis: protein AA
- 氨化 ammonification 有机N  $\text{NH}_3$ ，如：AA,  $\text{NH}_4^+$
- 硝化 nitration:  $\text{NH}_3$ 或 $\text{NH}_4^+$ 在硝化细菌(好气菌)作用下氧化为 $\text{NO}_2^-$ 或 $\text{NO}_3^-$ 。
- 反硝化 denitrification：土壤中的 $\text{NO}_3^-$ 在反硝化细菌(厌气菌)的作用下被还原为 $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}^-$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ 及 $\text{N}_2$ 的过程。这样会使土壤中的N素又回到大气中，造成巨大浪费。

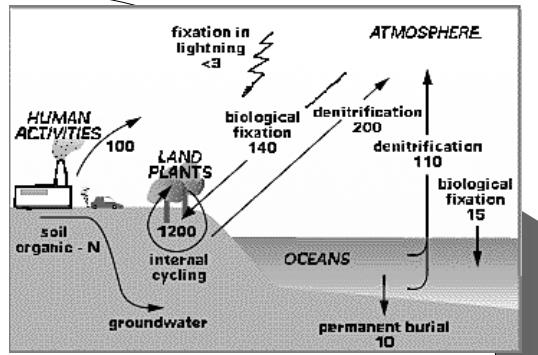
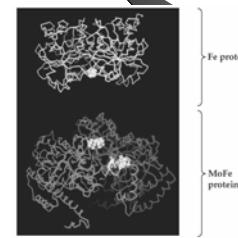


Figure: Nitrogen cycle in the earth

### (二) 生物固氮 biological nitrogen fixation

- 概念：在生物体内将大气中的 $\text{N}_2$ 转变为 $\text{NH}_3$ 或 $\text{NH}_4^+$ 的过程。所有能固N的生物都是原核生物
- 固N微生物的类型：1)共生固N：与豆科植物共生；与非豆科植物共生  
2)非共生固N：蓝细菌、蓝藻  
其它细菌：需氢菌、厌氧菌及兼性菌
- 固N酶的性质：
  - 组成：由铁蛋白和钼铁蛋白组成，二者在一起才有活性。
  - 铁蛋白：由2个相同亚基组成，含有一个Fe4-S4簇
  - 钼铁蛋白：含2个Mo(2个铁钼辅因子), 24-32个Fe和相同的S



- 2)特性：氧敏感性  
3)催化机理： $\text{N}_2 + 16\text{ATP} + 8\text{e}^- + 8\text{H}^- \rightarrow 2\text{NH}_3 + \text{H}_2 + 16\text{ADP} + 16\text{Pi}$   
最终电子供体：NAD(P)H

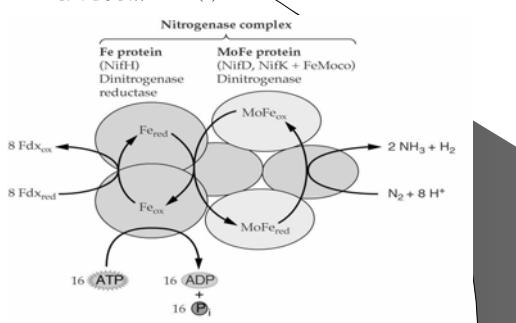


Figure: GS/GOGAT cycle in nitrogen fixation

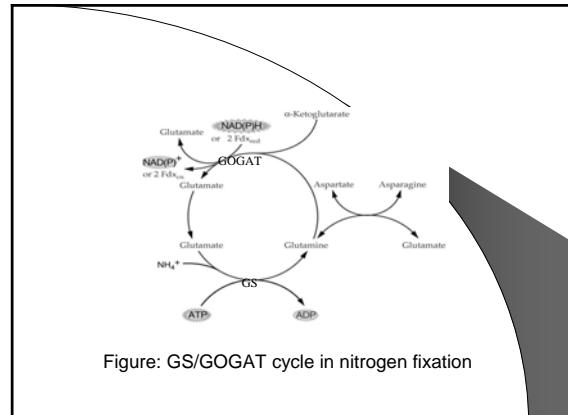
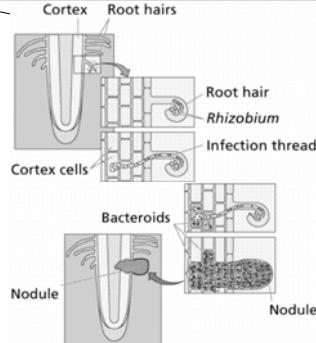




Figure: root nodules on Pea



图：根瘤的形成过程

### (三) 硝酸盐的还原

- 总过程： $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+$

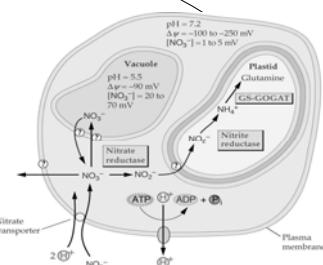
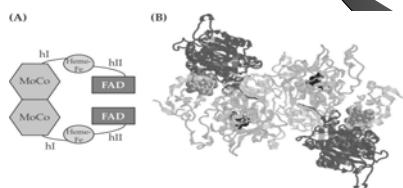


Figure: Overview of  $\text{NO}_3^-$  absorption, transport and assimilation

1.  $\text{NO}_3^- \xrightarrow{\text{NR}} \text{NO}_2^-$   
反应部位：根、叶中的细胞质  
催化酶：硝酸还原酶NR，单体，MW约200-270KD，每个单体含有3个辅基：FAD，MoCo（钼辅因子），Heme Fe，是一种诱导酶。其合成受光、 $\text{NO}_3^-$ 的诱导。  
电子供体：NADH或NADPH



B : Ribbon diagram of NR: purple: hemoproteic group; black: MoCo; blue : FAD; Yellow: interface of the two monomers

2.  $\text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{Nir}} \text{NH}_4^+$

反应部位：根的前质体或叶的叶绿体中。  
催化酶：亚硝酸还原酶，Nir，单体，MW约60KD，含有1个Fe4S4簇和1个西罗血红素，也是一种诱导酶，受 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NO}_2^-$ 的诱导。

电子供体：Fd(铁氧还蛋白，由叶绿体的光反应提供电子)



### (四) 氨的同化

- 植物所吸收的氨和所还原的氨必须立即同化，游离氨太多会对植物产生毒害。
- 氨的同化方式：
  - 还原氨基化作用：氨直接与呼吸代谢的中间产物—酮酸结合成AA。 Eg:  $\text{KG} + \text{NH}_3 \rightarrow \text{Glu} + \text{H}_2\text{O}$
  - 氨与AA结合成酰胺  
Eg:  $\text{Glu} + \text{NH}_3 \rightarrow \text{Gln}$  ;  $\text{Asp} + \text{NH}_3 \rightarrow \text{Asn}$   
Gln和Asn是NH3在体内的临时贮存形式，以防止NH3过多所产生的伤害，同时在NH3不足时再释放出来。
  - 氨基转移(交换)作用：一个AA的氨基转移到一个酮酸上，形成另一种AA和另一种酮酸。  
eg:  $\text{Glu} + \text{OAA} \rightarrow \text{Asp} + \text{KG}$   
 $\text{磷酸吡哆醛} \rightarrow \text{AST}$
  - 形成C<sub>1</sub>单位： $\text{NH}_3 + \text{CO}_2 + \text{ATP} \rightarrow \text{氨甲酰磷酸} + \text{ADP}$

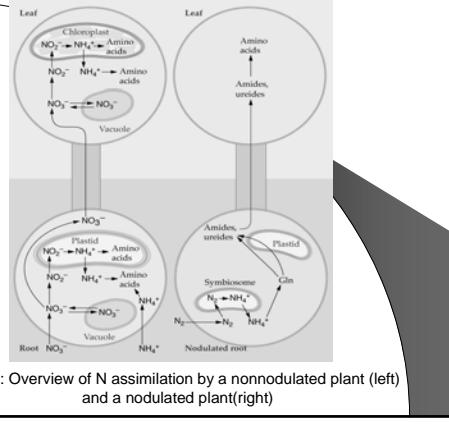


Figure: Overview of N assimilation by a nonnodulated plant (left)  
and a nodulated plant(right)

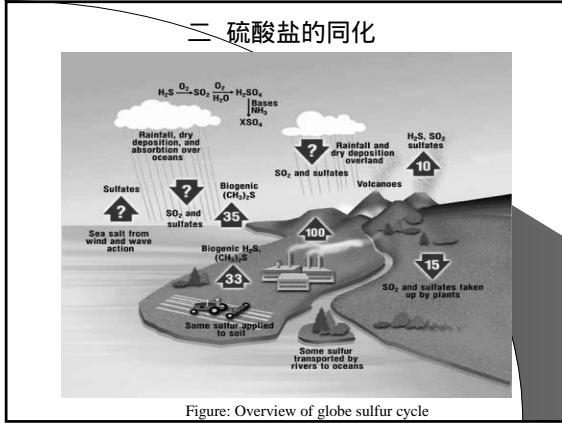


Figure: Overview of globe sulfur cycle

1. 硫的吸收：主要是在根部以硫酸盐的方式通过 $\text{H}^+/\text{SO}_4^{2-}$ 吸收。另外叶片也可吸收少量 $\text{SO}_2$ 气体(超过0.5~10mg/L对植物有害)

2. 硫酸盐的同化：  
部位：根的前质体和叶的叶绿体均可。  
过程：1)  $\text{SO}_4^{2-}$ 必须先活化成APS或PAPS：  
 $\text{SO}_4^{2-} + \text{ATP} \rightarrow \text{PPi} + \text{APS}$ (腺苷酰硫酸) 或进一步：  
 $\text{APS} + \text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{PAPS}$ (3'-磷酸腺苷-5'-磷酸硫酸)  
 2)  $\text{SO}_4^{2-}$ 还原成 $\text{S}^{2-}$   
 $\text{APS} + 2\text{GSH} \rightarrow \text{GSSG} + \text{SO}_3^{2-} + \text{AMP}$   
 $\text{SO}_4^{2-} + 6\text{Fd}_{\text{red}} \rightarrow \text{S}^{2-} + 6\text{Fd}_{\text{ox}}$   
 3)  $\text{S}^{2-}$ 合成到Ser中：  
 $\text{ser} + \text{乙酰CoA} \rightarrow \text{乙酰ser}$   
 $\text{S}^{2-} + \text{乙酰ser} \rightarrow \text{cys} + \text{乙酸}$

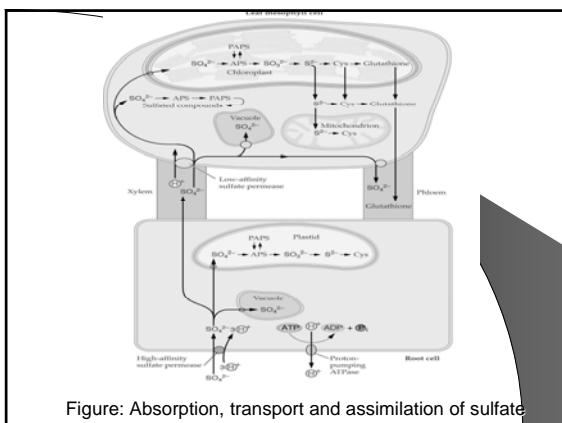


Figure: Absorption, transport and assimilation of sulfate

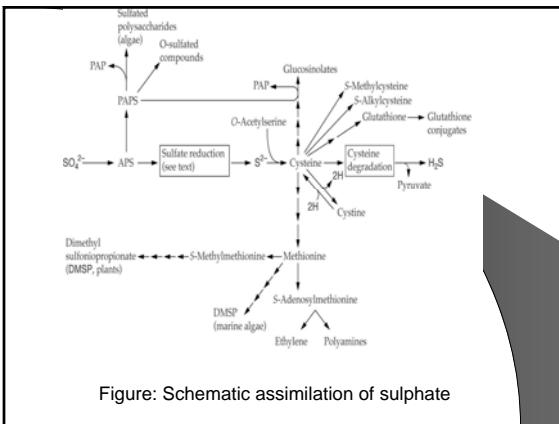


Figure: Schematic assimilation of sulphate

## 三 磷酸盐的同化

1. 吸收：植物主要以磷酸盐的方式从土壤中吸收P。

2. 同化：Pi通过光合磷酸化，氧化磷酸化以及底物水平的磷酸化进入ATP，然后就可以进入多种物质，如磷脂、蔗糖磷酸盐、核苷酸等。