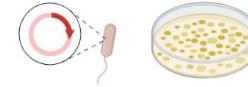
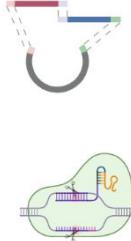
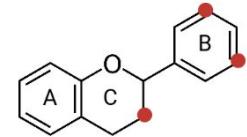
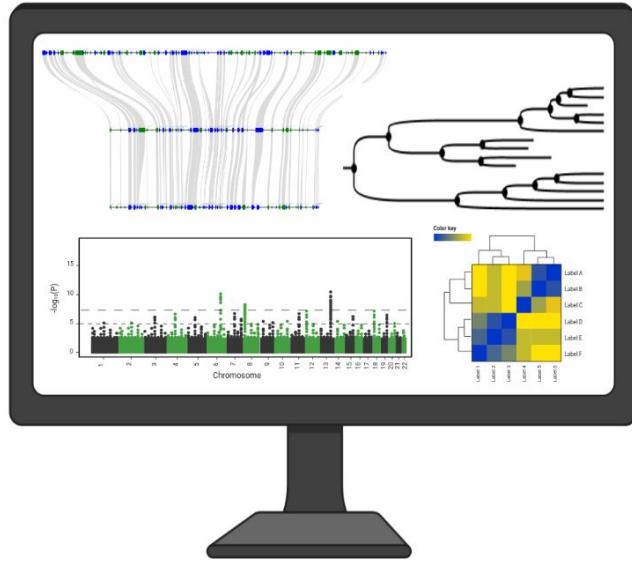


species  
biosynthesis  
plants  
sites  
genes  
genomes  
gene  
splice  
functional variants  
single reference  
reference genome  
genomes  
genetic variation  
conservation  
key regulatory  
transcription  
RNA



# Grundlagen des pflanzlichen Stickstoffhaushalts

Prof. Dr. Boas Pucker

# Organisation

PDF über GitHub frei verfügbar:



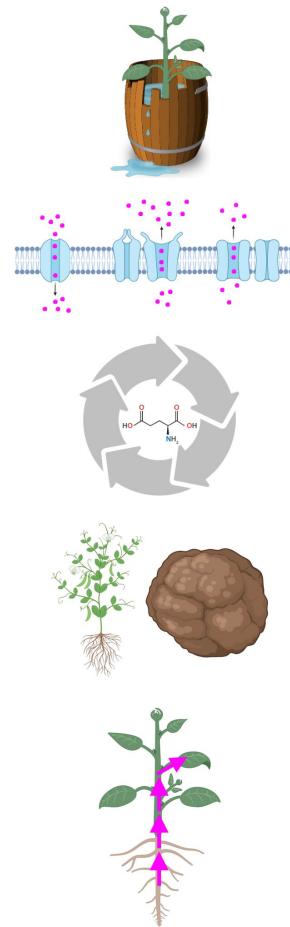
<http://bit.ly/3TT89aE>



Materialien unter CC BY 4.0 verfügbar (#OpenEducation)  
Fragen, Feedback & mehr: b.pucker[a]tu-bs.de

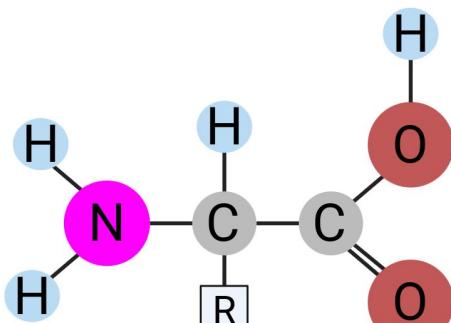
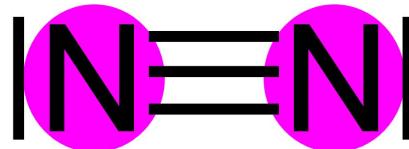
# Übersicht

- Bedeutung von Stickstoff für Pflanzen
- Aufnahme aus der Umgebung
- Stickstoffassimilation
- Biologische Stickstofffixierung
- Stickstofftransport in Pflanzen

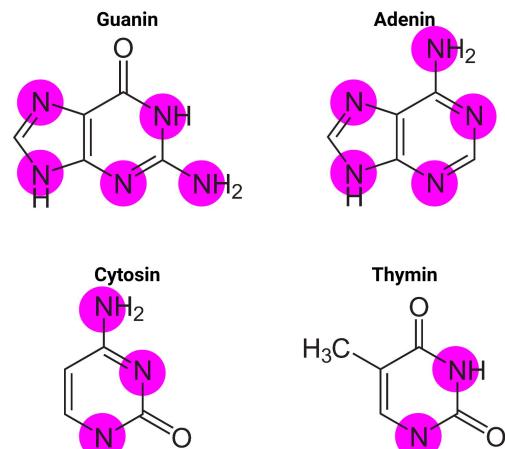


# Stickstoff

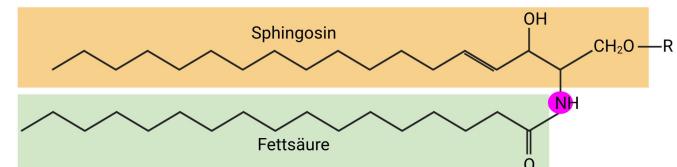
- Unsichtbar, geruchlos, geschmacklos und überall vorhanden (78% der Luft)
- Molekularer Stickstoff sehr stabil durch Dreifachbindung
- 1-5% der Pflanzentrockenmasse



Aminosäuren



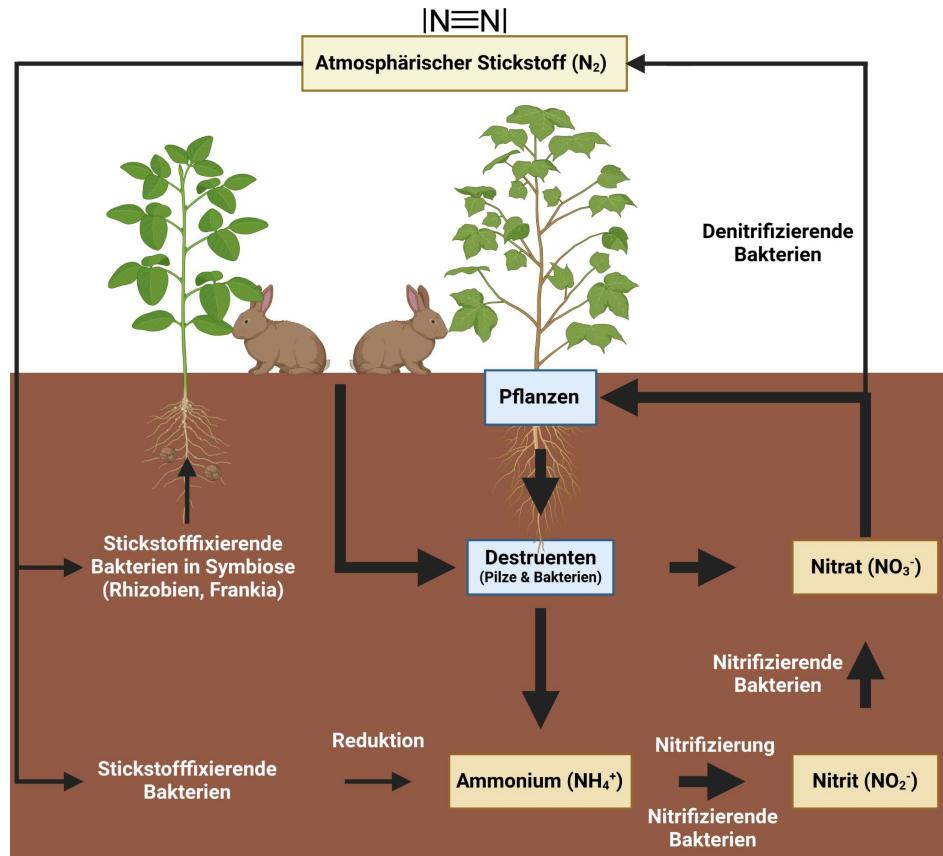
Basen



Sphingolipide

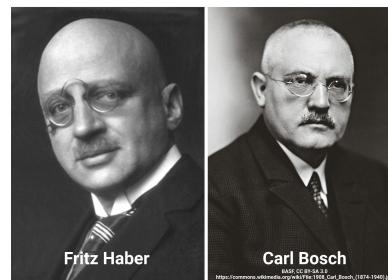
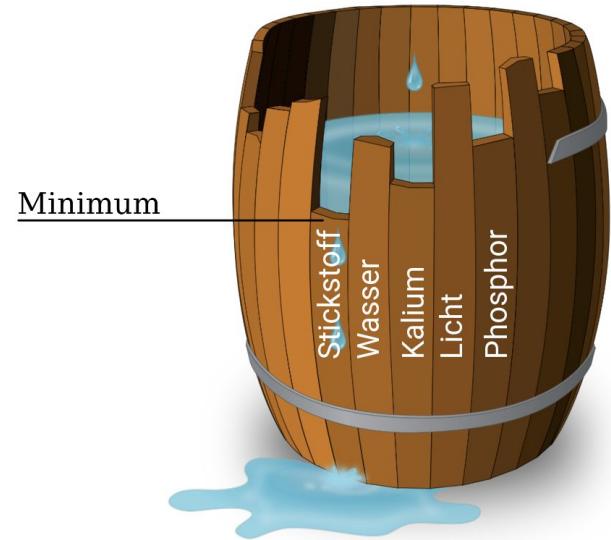
# Atmosphärischer Stickstoffkreislauf

- Atmosphärischer Stickstoff ( $N_2$ ) nicht direkt verwertbar
- Bakterielle Stickstofffixierung zu Ammonium ( $NH_4^+$ ) ist energieintensiver Prozess
- Nitrifizierung wandelt Ammonium in Nitrit ( $NO_2^-$ ) und weiter in Nitrat ( $NO_3^-$ )
- Denitrifizierende Bakterien wandeln  $NO_3^-$  in  $N_2$



# Stickstoff als limitierender Faktor der Biomassebildung

- Liebigsches Fass zeigt limitierenden Faktor des Pflanzenwachstums
- Haber-Bosch-Verfahren ermöglicht physikochemische Stickstofffixierung (Agrarrevolution Anfang des 20. Jhd.)
- Ammoniaksynthese aus Stickstoff und Wasserstoff unter hohem Druck und hoher Temperatur
- NPK-Dünger: Stickstoff, Phosphor und Kalium in allen Düngerkügelchen



# Stickstoffverfügbarkeit im Boden

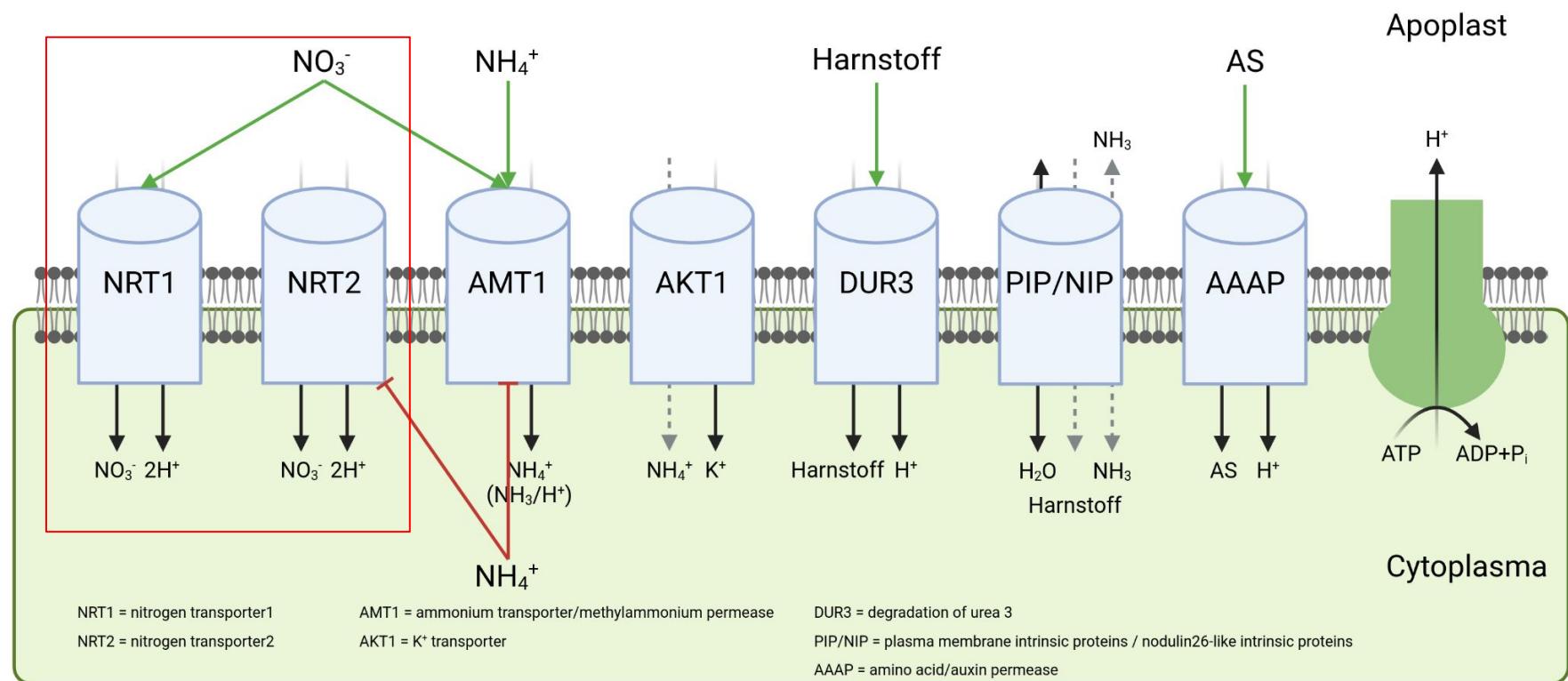
- Nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ): 1-5 mM
- Ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ): 20-200  $\mu\text{M}$
- Harnstoff: <70  $\mu\text{M}$
- Freie Aminosäuren: 1-150  $\mu\text{M}$
- Kurze Peptide
- Pflanzen brauchen bestimmtes Verhältnis von  $\text{NO}_3^-$  zu  $\text{NH}_4^+$  für ideales Wachstum



<https://ccnull.de/foto/kleiner-setzling-in-erde/1090933>

# Aufnahme von Stickstoff aus dem Boden (Nitrat)

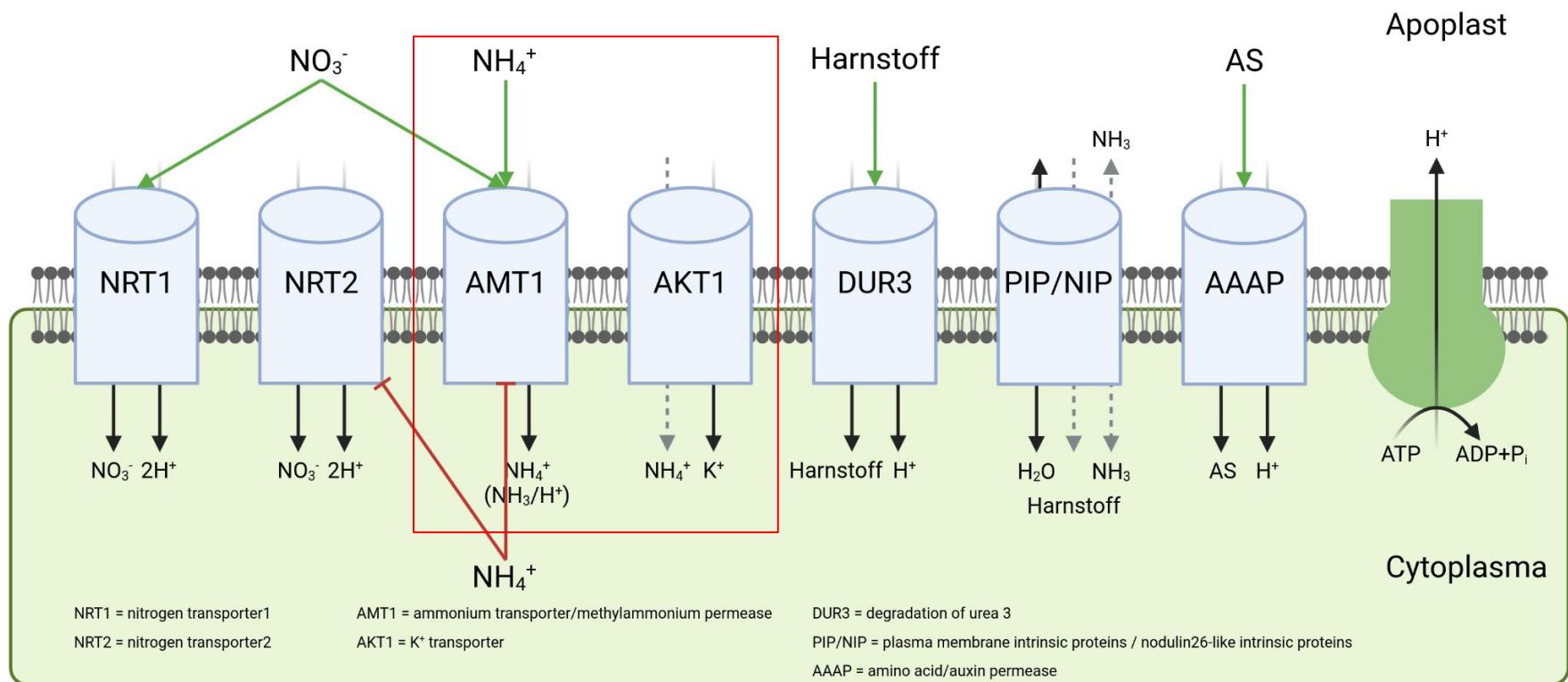
- NRT1 (NPF): Nitraaufnahme mit geringer Affinität
- NRT2: Nitraaufnahme mit hoher Affinität (induzierbar)



Review von Muratore et al., 2021: 10.3390/plants10040681

# Aufnahme von Stickstoff aus dem Boden (Ammonium)

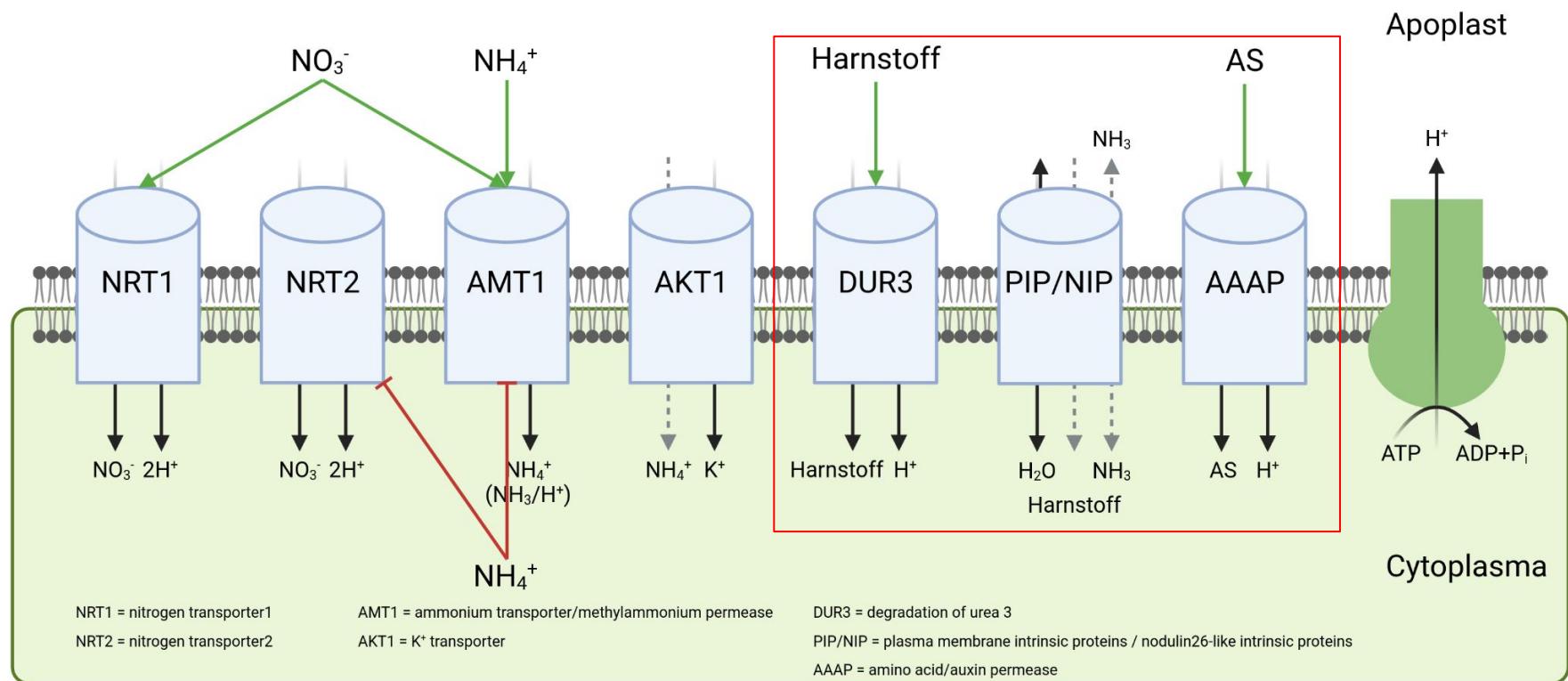
- AMT1:  $\text{NH}_4^+$ -Uniport und  $\text{NH}_3/\text{H}^+$ -Symport (hohe  $\text{NH}_4^+$ -Konzentration ist toxisch)
- Nicht-selektive Kanäle / Aquaporine:  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NH}_4^+$  Diffusion in Zelle



Review von Muratore et al., 2021: 10.3390/plants10040681

# Aufnahme von Stickstoff aus dem Boden (Harnstoff, AS)

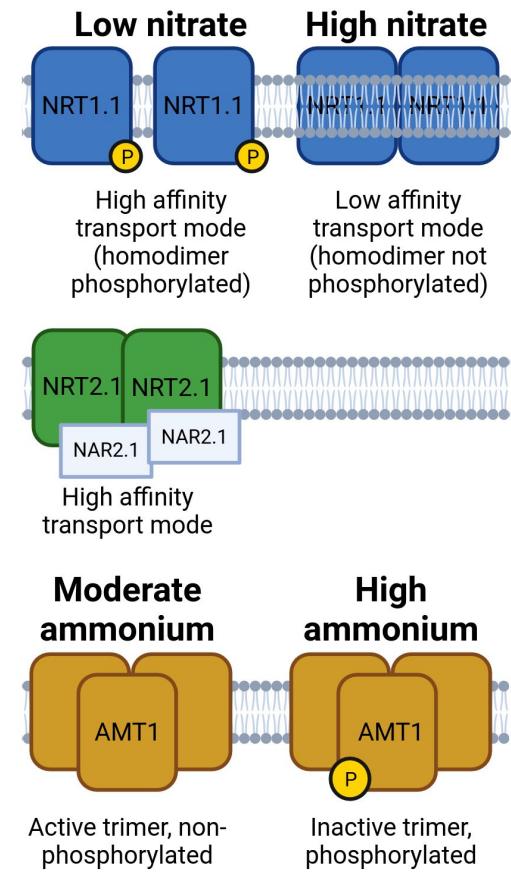
- DUR3 und PIP/NIP: Harnstofftransporter ( $\text{H}^+$ -Symporter)
- AAAP: mögliche Aminosäuretransporter



Review von Muratore et al., 2021: 10.3390/plants10040681

# Regulation der Stickstoffaufnahme

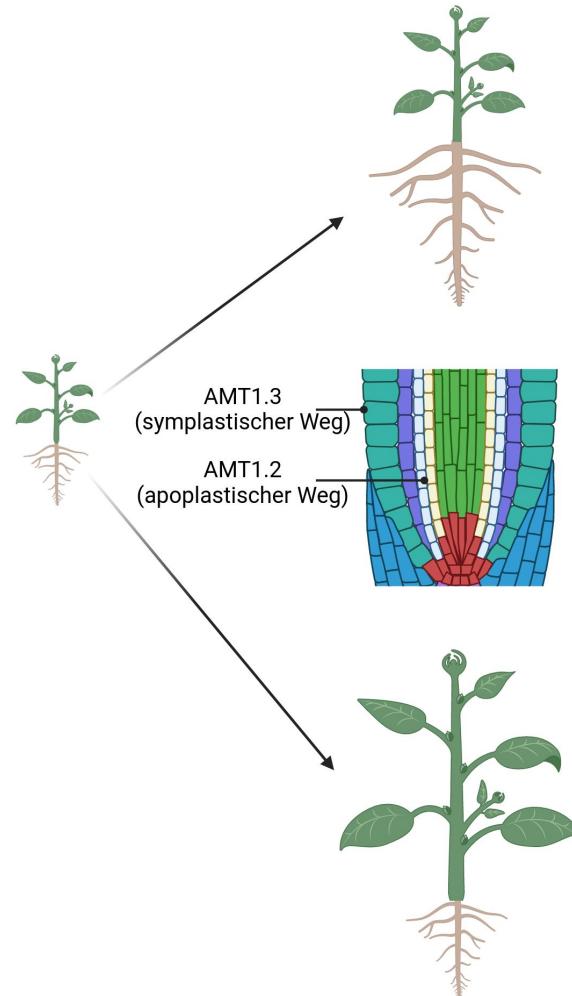
- Zu viel oder zu wenig Stickstoff stellt Herausforderung für Pflanzen dar
- Phosphorylierung der NRT1-Stickstoffimporter löst Dimere und steigert Affinität (bei geringer Nitratkonzentration)
- NRT1 fungiert als Transzeptor: Repressor für NRT2 (bei hoher Nitratkonzentration)
  - NAR2.1 = Nitrogen Assimilation Related 2.1
- AMT1 posttranslational reguliert (inaktives Trimer durch Phosphorylierung)



Review von Muratore et al., 2021: 10.3390/plants10040681

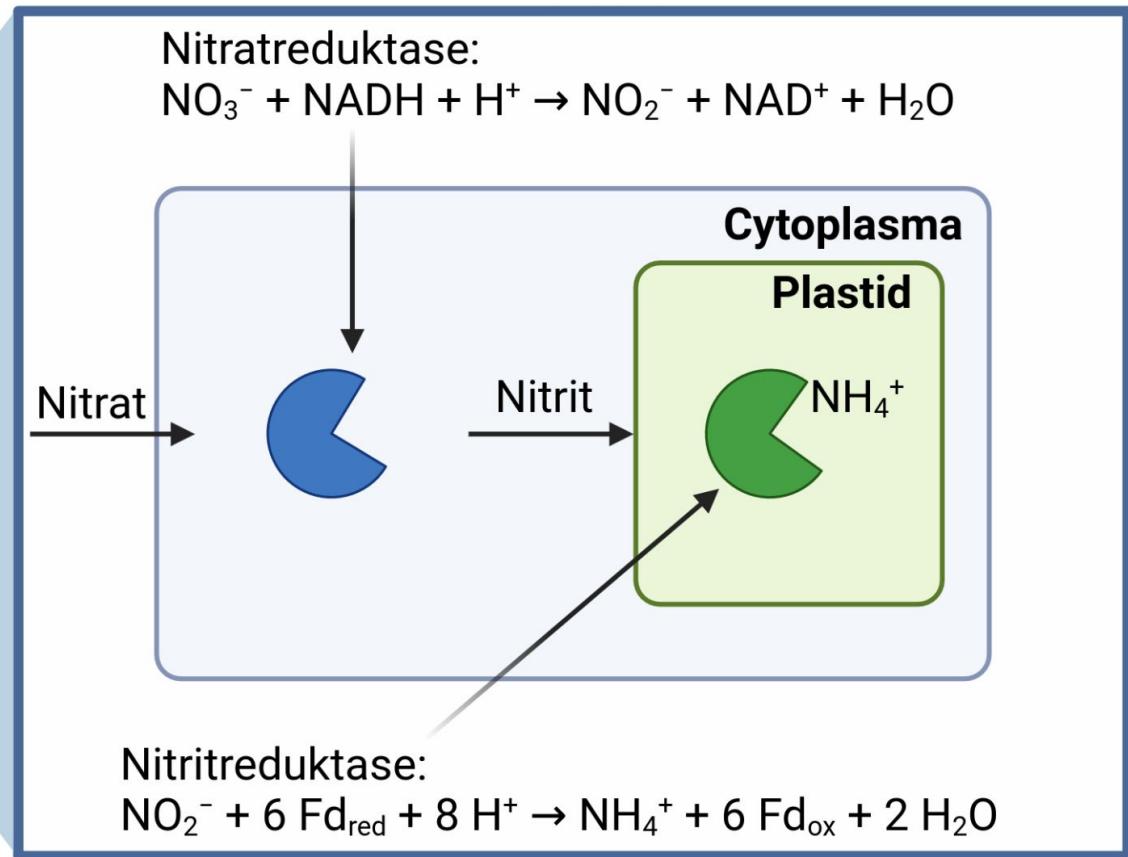
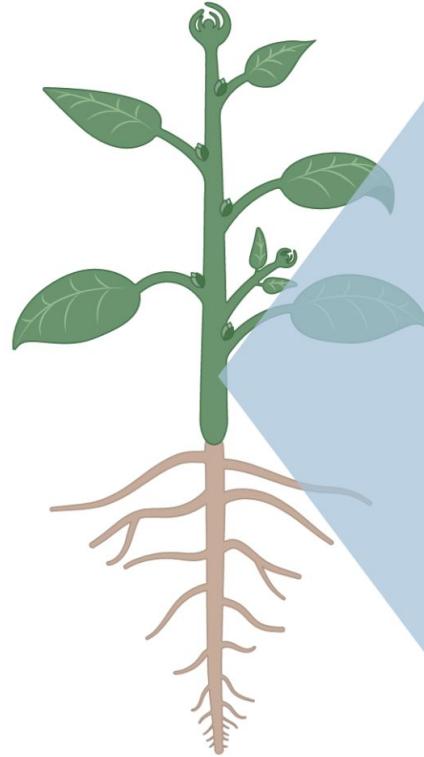
# Symplastischer vs. apoplastischer Weg

- Symplastischer Weg:
  - durch Plasmodesmata
  - besser bei N-Mangel
  - AMT1.3 in Epidermis
  - fördert Wurzelwachstum
- Apoplastischer Weg:
  - durch Zellzwischenräume
  - schneller bei guter N-Versorgung
  - AMT1.2 in Endodermis
  - fördert Blattwachstum



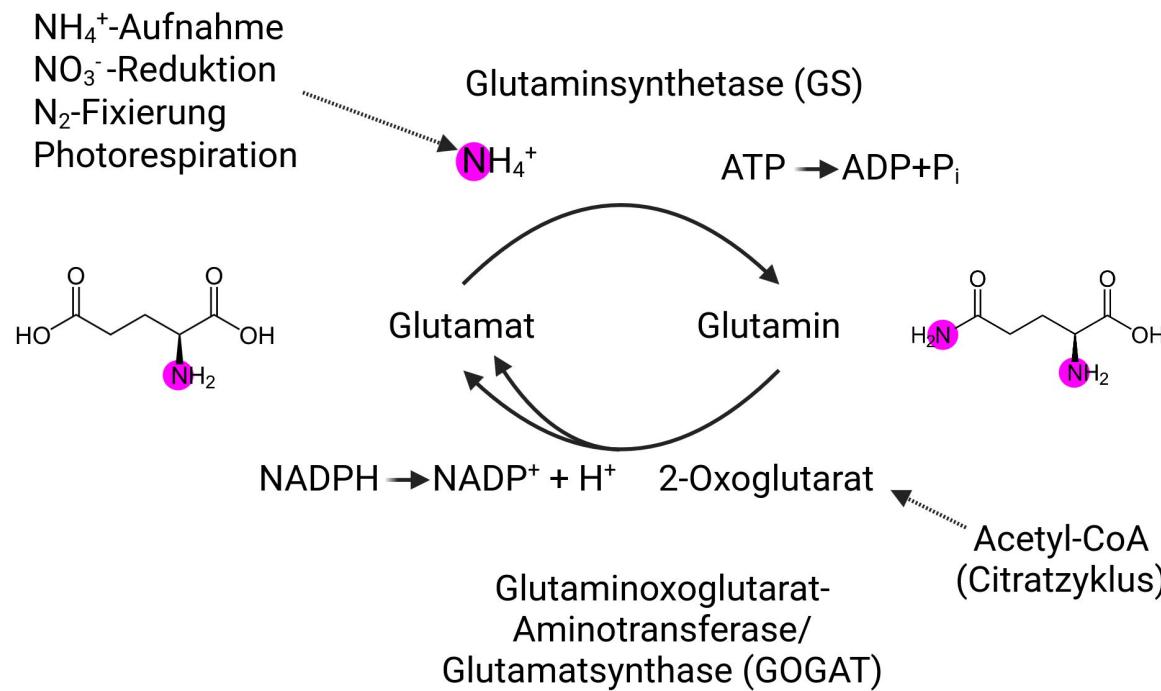
Review von Muratore et al., 2021: 10.3390/plants10040681

# Stickstoffassimilation benötigt $\text{NH}_4^+$



- Ammonium wird in Aminosäuren assimiliert (GS/GOGAT-Zyklus)

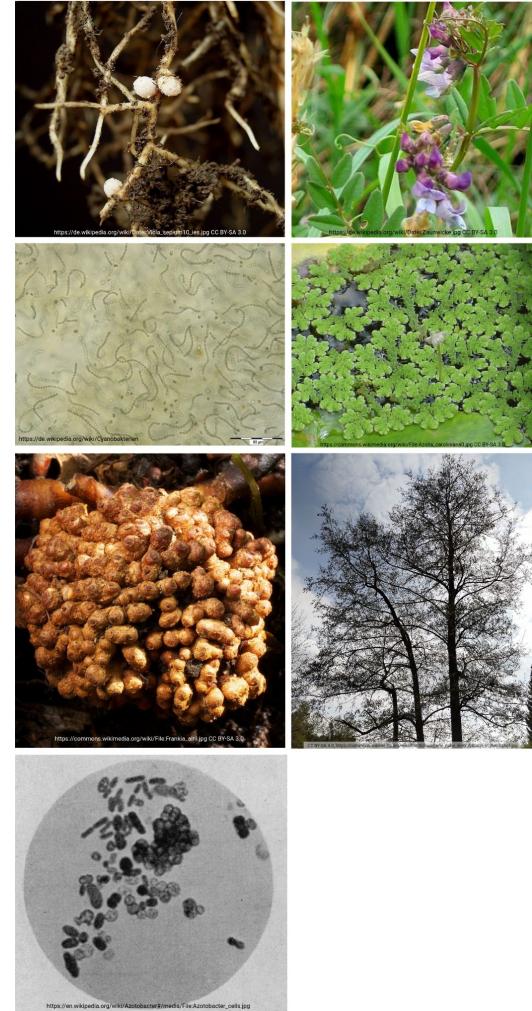
# GS/GOGAT-Zyklus: $\text{NH}_4^+$ -Assimilation in Aminosäuren



- Transaminierungen ermöglichen die Synthese verschiedener Aminosäuren
- Aspartat & Asparagin bilden die Grundlage für die Biosynthese von DNA-Basen

# Biologische Stickstofffixierung

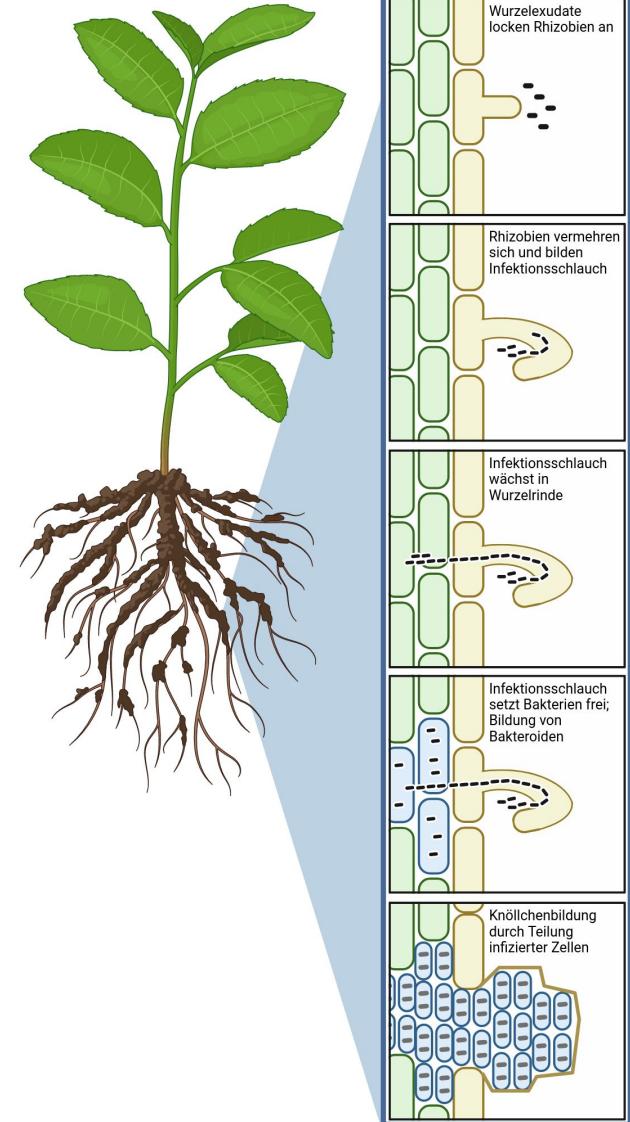
- Rhizobien (Knöllchenbakterien) fixieren in Interaktion mit Leguminosen Stickstoff
- Cyanobakterien fixieren Stickstoff in Ozeanen und in Symbiose für *Azolla*
- Erlen und Kasuarinen haben Symbiose mit stickstofffixierenden Frankia-Bakterien
- Freilebende Bakterien: *Azotobacter*, *Closterium*, *Klebsiella*, *Rhodospirillum*



Zehr, 2011: 10.1016/j.tim.2010.12.004  
Karthikeyan, 2013: 10.1007/s12038-013-9362-3  
Sanow et al., 2023: 10.1094/MPMI-10-22-0223-CR

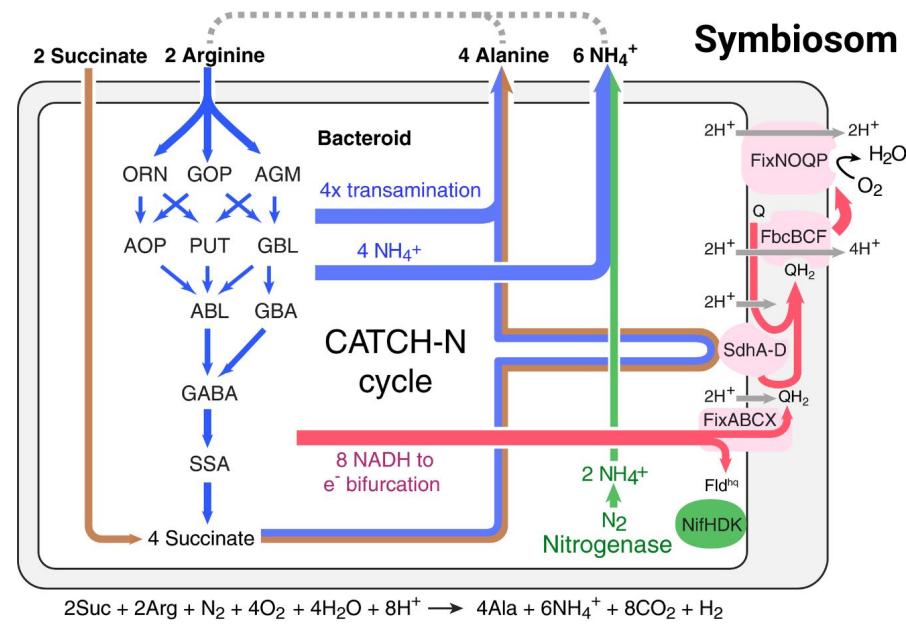
# Knöllchenbildung

- Rhizobien werden durch Exsudate (z. B. Luteolin) chemotaktisch angelockt
- Bakterienstamm muss mit Pflanzenart kompatibel sein
- Wurzelknöllchen entstehen durch Zellvergrößerung assoziiert mit Polyploidisierung der Zellen
- Bakterien degradieren zu Bakteroiden (Symbiosomen)



# Wurzelknöllchen - eine Symbiose?

- Stickstofffixierung ist energetisch teuer:  
16 ATP pro N<sub>2</sub>-Molekül
- Bakterien erhalten Succinat und Arginin von Pflanze
- NH<sub>4</sub><sup>+</sup> an Pflanze liefert (Abgabe überschüssiger Elektronen)
- CATCH-N-Zyklus ermöglicht Überleben der Bakterien
- Pflanze bekämpft Bakterien  
(Sauerstoffentzug, Ansäuerung)



Flores-Tinoco et al., 2020: 10.15252/msb.20199419

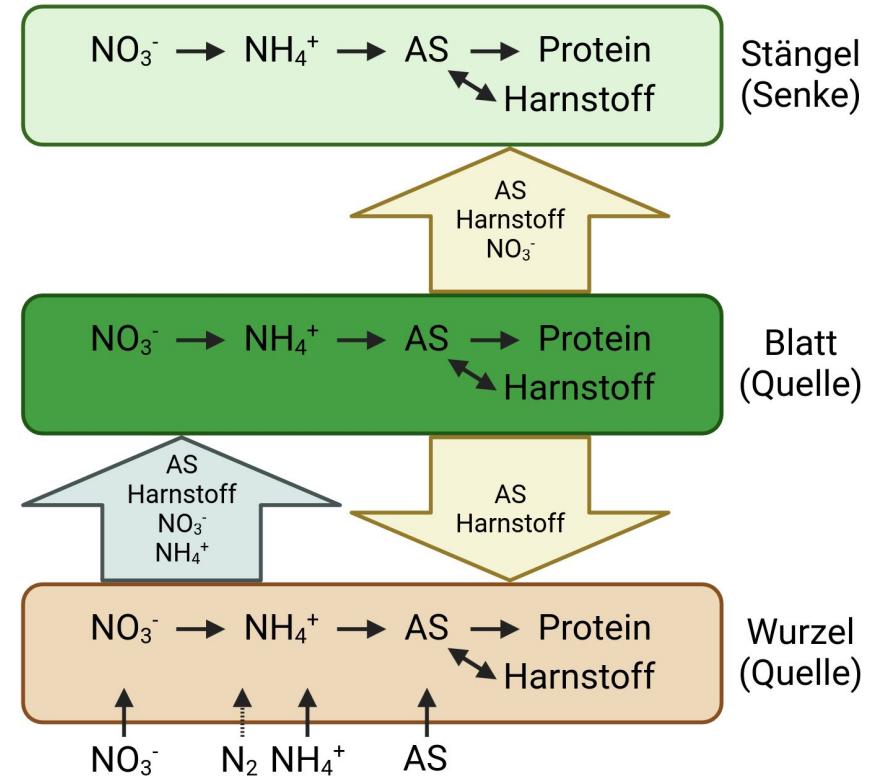
# Carnivore Pflanzen

- Carnivore Pflanzen fangen meist Einzeller, Algen, Gliedertiere oder Insekten als Stickstoffquelle
- Carnivore Pflanzen sind nur an extremen Standorten kompetitive



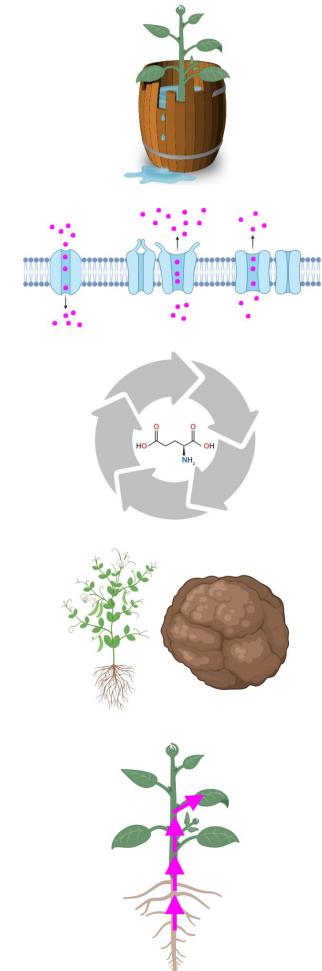
# Transport zwischen Pflanzenorganen

- Transport via Phloem und Xylem möglich
- Aminosäuren (Asparagin) und Harnstoff sind organische Transportform von Stickstoff
- Stickstoff wird in der zentralen Vakuole gespeichert
- Samen sind wichtiges Senkengewebe wegen Speicherproteinsynthese



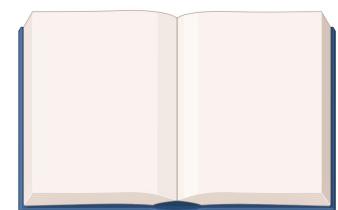
# Zusammenfassung

- Stickstoff als limitierender Faktor
- Aufnahme aus der Umgebung
- Stickstoffassimilation (GS/GOGAT-Zyklus, Transaminierung)
- Biologische Stickstofffixierung (Knöllchenbakterien)
- Stickstofftransport in Pflanzen



# Weiterführender Literatur

- Bedeutung von Stickstoff für Pflanzen: <https://doi.org/10.1111/nph.19508>
- Stickstoff-Transporter in Membran: <https://doi.org/10.3390/plants10040681>
- GS/GOGAT-Zyklus: <https://doi.org/10.1104/pp.105.071910>
- Biologische Stickstofffixierung: <https://doi.org/10.1038/nrmicro954>
- Stickstoff-Transport in Pflanze: <https://doi.org/10.1111/nph.14876>
- Carnivore Pflanzen: <https://doi.org/10.1080/17429145.2022.2038710>
- Stickstoff-Mangel: <https://doi.org/10.1111/nph.18833>

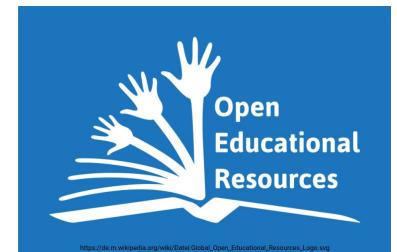


# Materialverfügbarkeit

PDF über GitHub verfügbar:



<http://bit.ly/3TT89aE>

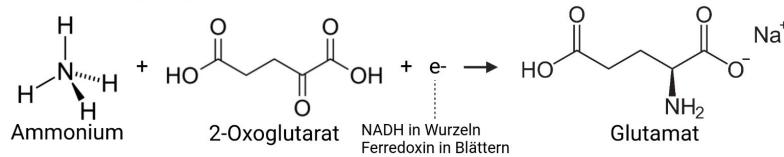


Materialien unter CC BY 4.0 verfügbar (#OpenEducation)  
Fragen, Feedback & mehr: b.pucker[a]tu-bs.de

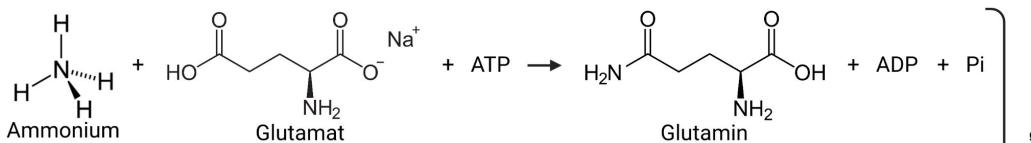
# Ammoniumassimilation

- Glutamat-Dehydrogenase: Ammonium an 2-Oxoglutarat erzeugt Glutamat
- Glutamat-Ammonium-Ligase fügt Ammonium an Glutamat -> Glutamin
- Glutamat-Synthase transferiert Amidogruppe auf 2-Oxoglutarat -> 2x Glutamat

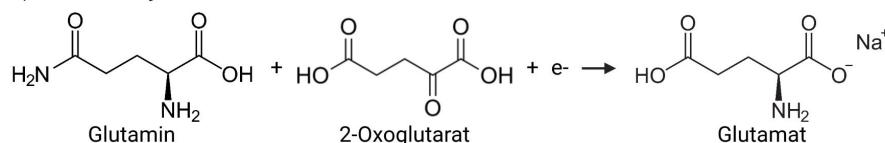
Glutamatdehydrogenase:



1) Glutamat-Ammonium-Ligase:



2) Glutamat-Synthase:

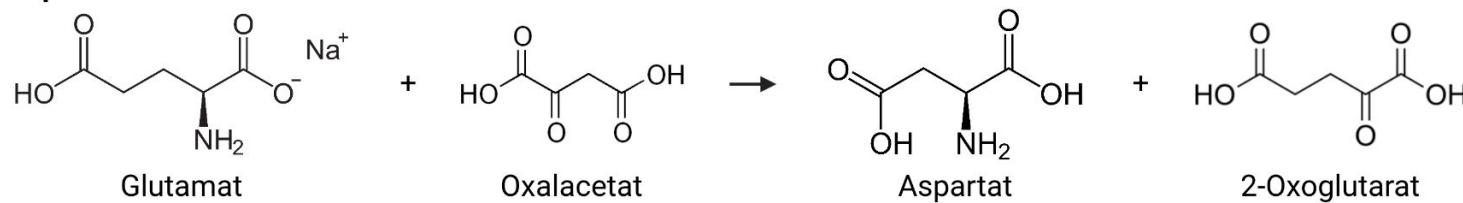


in Plastiden

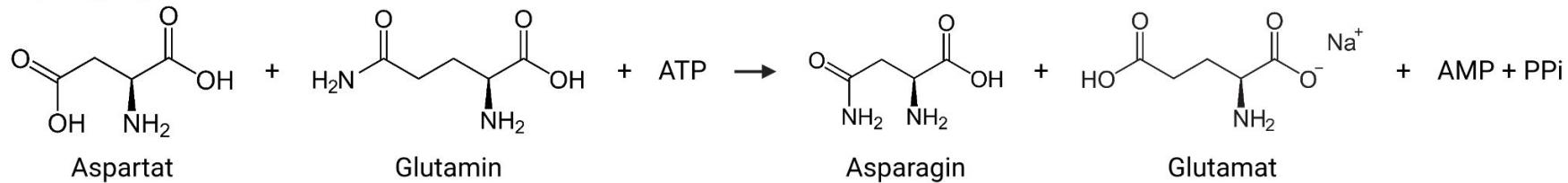
# Transaminierungen

- Transaminierungen ermöglichen Synthese verschiedener Aminosäuren
- Asparaginsynthetase transferiert Amino-Gruppe von Glutamin auf Aspartat

**Aspartat-Aminotransferase:**

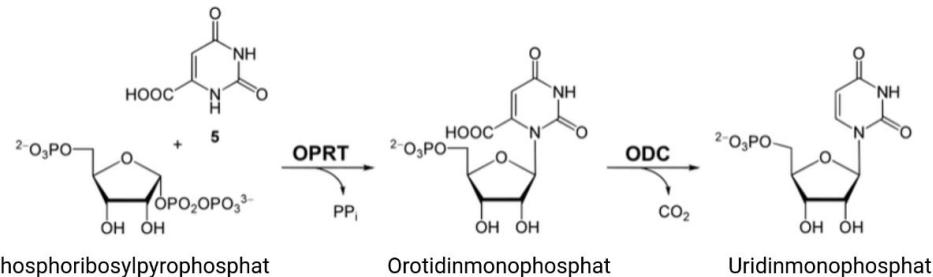
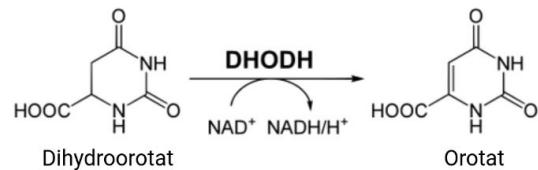
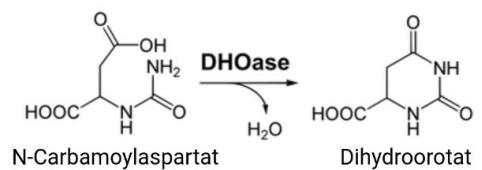
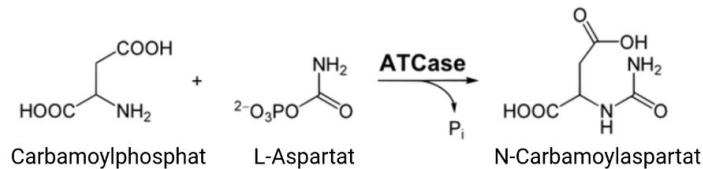


**Asparaginsynthetase:**



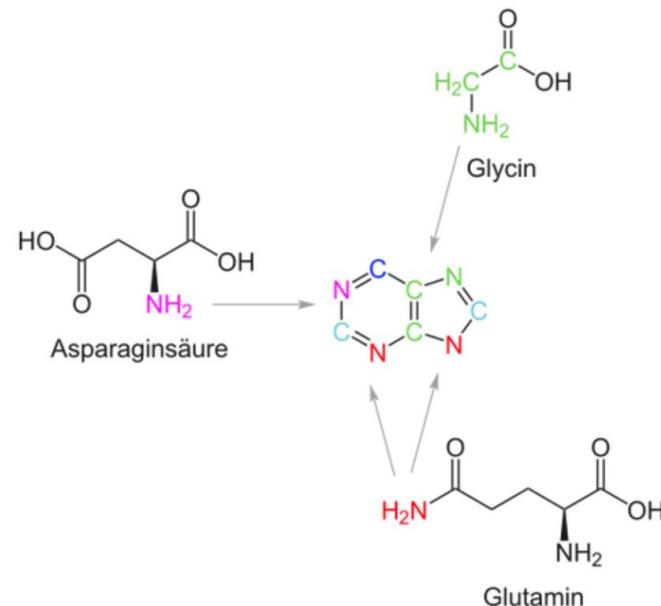
# Biosynthese von DNA/RNA-Bausteinen

## Pyrimidinbiosynthese:



Modifiziert von <https://de.wikipedia.org/wiki/Pyrimidin-de-novo-Synthese>

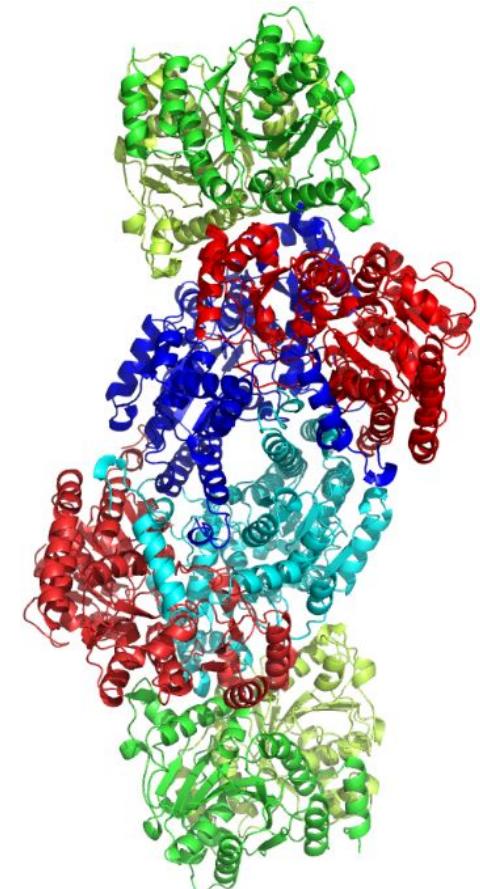
## Purinbiosynthese:



Modifiziert von <https://de.wikipedia.org/wiki/Purinbiosynthese>

# Mechanismus der Stickstofffixierung

- Zentrales Enzym ist MoNitrogenase (zwei Komponenten)
  - I = Nitrogenase Molybdän-Eisen (MoFe) Protein
  - II = Nitrogenase Eisen (Fe) Protein
- Sauerstofffreie Umgebung und große Mengen ATP erforderlich
- Leghämoglobin verursacht rote Farbe (Protein von Pflanzen, Porphyrinring von Bakterien)



Jjijjejsj, CC BY-SA 3.0,  
<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nitrogenase.png>

# Stickstoffmangel - warum werden Pflanzen rot?

- Stickstoffmangel induziert die Anthocyanbiosynthese
- Anthocyane werden in Anthocyanoplasten oder Anthocyanic Vascular Inclusions (AVIs) gesammelt
- Postulierte Funktionen:
  - Stark glykosylierte Anthocyane als Zuckerspeicher
  - Abfangen von ROS (in Vakuole)
  - Photoprotektion
  - Lebenszeitverlängerung zur Nährstoffextraktion
- Anthocyane werden als Antwort auf verschiedene Stresse gebildet



Gould et al., 2002: 10.1046/j.1365-3040.2002.00905.x  
Lo Piccolo et al., 2018: 10.3389/fpls.2018.00917  
Jezek et al., 2023: 10.1111/nph.18833

# Stickstoffdüngung

- Faktoren für Stickstoffdüngestrategien und -managementpraktiken: ökologische Auswirkungen und Ressourceneffizienz
- Leguminosen als Zwischenfrucht anbauen
- Stickstoffdünger:
  - Kalkammonsalpeter
  - Harnstoff
  - Kalkstickstoff
  - Schwefelsaures Ammoniak
  - Organische Stickstoffdünger (Hornspäne & Hornmehl)
- *P. psycrotolerans* könnte für Denitrifikation von Böden verwendet werden (anoxic)

# Einfluss von Stickstoff auf das Pflanzenwachstum

- Expression der *AMT1*-Gene ist durch  $\text{NH}_4^+$ -Konzentration gesteuert
- Gezielte Düngung kann schnelle AMT1.2-Route verwenden, um Ressourcen in oberirdische Strukturen zu investieren