

## Výživa a hnojení rostlin - Dusík

### 2.7.1.2. Dusík

Mezi makrobiogenními prvky má specifický význam dusík. Podle kvantitativního zastoupení v rostlinné biomase stojí na čtvrtém místě mezi biogenními prvky.

Všeobecně uznávaná úloha dusíku v životě rostlin je sice stará více než 150 let, ale přesto teprve vznik moderních chemických a biochemických metod objasnil podrobněji nezbytnost a funkci tohoto prvku v jednotlivých úsecích látkové výměny. Dusík jako složka chlorofylu spoluzajišťuje přeměnu kinetické sluneční energie na energii chemickou, sám je v rostlině stavebním kamenem všech aminokyselin, ze kterých je zkonstruována každá makromolekula bílkoviny. Tato skutečnost mu dává výjimečné postavení, neboť bílkovinné látky jsou základní složkou protoplazmy.

Při nedostatku dusíku se větší množství cukrů přeměňuje v zásobní sloučeniny (škrob, tuky) a využívá se jich v sekundárním metabolismu (např. zvýšená syntéza ligninu).

Dusík je součástí pyrimidinových, purinových bází a nukleových kyselin, které se zúčastňují nejen předávání genetických informací (DNA), ale i vlastní syntézy bílkovin v polypeptidovém řetězci (m RNA). Dusík zasahuje do metabolismu v souvislosti s rostlinnými enzymy, vitamíny i dalšími biokatalytickými látkami. Proto mu byl přisouzen název "motor života" nebo začátek a konec abecedy života (PRJANIŠNIKOV, 1955). Podle DUCHONĚ (1959) je dusík jazýčkem na váze, jehož nadbytek nebo nedostatek vede ke škodlivým efektům, které se projeví nejenom na výnose, ale i na jeho kvalitě.

#### 2.7.1.2.1. Asimilace dusíku

Procesy, kterými rostliny konvertují anorganický dusík ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{N}_2$ ) na organické sloučeniny, jsou velmi důležité, neboť živočišný organismus je závislý na dietetickém zdroji N z rostlin a mikroorganismů.

Přijatý dusík je zabudován do uhlíkatých sloučenin v aminoskupinách za vzniku aminokyselin (obr 2 13). Aminokyseliny jsou základní sloučeninou, z nichž se vytvářejí bílkoviny, nukleové kyseliny a další dusíkaté sloučeniny.

Prakticky rostlina přijímá dusík ze dvou forem a to jako  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  ionty. Obě formy jsou mobilní, dobře metabolicky využitelné, ale mají značně rozdílný význam, úměrný rozdílu oxidace obou iontových forem. Kromě toho rostliny mohou v omezené míře přijímat i některé dusíkaté organické látky, např. močovinu, aminokyseliny aj. U bobovitých rostlin jako zdroj dusíku slouží i vzdušný  $\text{N}_2$ , díky symbióze s hlízkovými bakteriemi.

Obr.2.13 Zjednodušené schéma asimilace dusíku a jejího spojení se základním buněčným metabolismem. Redukční činidla zapojená do převodu

dusičnanu na aminoskupinu jsou  $\text{NADH}_2$  (vytvářený při dýchání) a  $\text{NADPH}_2$  (vytvářený při fotosyntéze). Různé aminokyseliny vznikají aminací intermediálních a konečných produktů respiračního cyklu kyseliny citronové a temnostních reakcí fotosyntézy. PGA-kyselina 3-fosfoglycerová, PY-pyruvát, OOA-kyselina oxaloctová, a KGA-kyselina-ketogkutarová, GLU-kyselina glutamová a příbuzné aminokyseliny, ASP-asparagin a příbuzné kyseliny, ALA-alanin a příbuzné kyseliny, PHE-fenilalanin a příbuzné kyseliny, SER-serin příbuzné kyseliny, SHA-kyseliny šikimová, odvozená od erytrózo-4-fosfátu (čtyřuhlíkatý přechodný produkt v Calvinově cyklu). (LARCHER 1988)

#### 2.7.1.2.1.1. Fixace vzdušného dusíku rostlinami

Interní vzdušný dusík dovedou využívat diazotrofní mikroorganismy. Tyto organismy poutají  $\text{N}_2$  představují ekologicky nejvýznamnější úroveň autotrofie vzhledem k dusíku. Některé z nich žijí volně v půdě a vodě, jiné jako symbionty.

Nesymbiotickou fixaci dusíku provádí řada půdních bakterií (*Clostridium pasteurianum*, *Azotobacter chroococcum* aj.), vodní bakterie, sinice (viz kap. 3.3.1.).

Symbiotická fixace dusíku využívá energii získanou fotosyntézou u rostlin k přeměně  $\text{N}_2$  na  $\text{NH}_3$ . Na této přeměně se zúčastňuje u nás v převážné míře rod *Rhizobium*.

Symbionti poutají  $\text{N}_2$  si opatřují potřebné sacharidy v buňkách autotrofních rostlin. Na každý gram dusíku obsaženého v aminokyselinách a amidech se v době největší syntetické aktivity hostitelské rostliny v hlízkových bakteriích spotřebují 4 g uhlíku obsaženého v sacharidech. Proto množství  $\text{N}_2$  poutaného symbionty velmi závisí na fotosyntéze hostitelské rostliny.

Na obr. 2.14 je uvedeno schéma procesu fixace. Centrální význam má nitrogenáza, sestávající se ze dvou bílkovinných komplexů-Fe a Mo. Celý systém je obalen membránou a je lokalizován v buňkách kořenové pokožky rhizobia. Při fixaci  $\text{N}_2$  je zapotřebí elektronů a ATP. Elektrony jsou dodávány přes ferredoxin na nitrogenázu, která je místem redukce  $\text{N}_2$ . Cyklus trikarboxylové kyseliny tohoto systému dodává oxykyseliny (oxoglutarát), které reagují s  $\text{NH}_3$  za vzniku aminokyselin (cestou redukční aminace). Vzniklé aminokyseliny mohou být využity při syntéze bílkovin hlízek a kromě toho značná část aminokyselin je transportována do hostitelské rostliny, kde je začleněna do metabolismu dusíku. Bakteroid obsahuje leghemoglobin, který funguje jako nosič  $\text{O}_2$  v řetězci transportu elektronů (jeho úloha se dá srovnat s krví.).

Redukce  $\text{N}_2$  probíhá velmi rychle. Předpokládá se, že má 3 stupně: diimid, hydrazin,  $\text{NH}_3$ .

Místem redukce  $\text{N}_2$  je Fe-MO bílkovinný komplex. Existuje hypotéza, že Mg tvoří můstek mezi Fe-bílkovinným komplexem a ATP. K redukci 1 molekuly  $\text{N}_2$  je zapotřebí asi 4-5 molekul ATP: Rhizobia pro svou činnost potřebují dále CU a CO. Kobalt je esenciální složkou propionátového cyklu, který zřejmě řídí syntézu leghemoglobinu.

Množství redukovaného  $N_2$  celosvětově činí v průměru  $17,2 \cdot 10^7$  tun ročně, což je přibližně 2,5x více než je množství dusíku vyrobeného chemickým průmyslem, kde se spotřebuje na 1 kg vyrobeného N asi 8 373 kJ.

#### 2.7.1.2.1.2. Asimilace nitrátového dusíku

Za normálních podmínek má nitrát pro výživu rostlin největší význam. Kořeny ho přijímají aktivně ve směru elektrochemického gradientu. V protikladu s příjmem je výdej  $NO_3^-$  procesem pasivním. Nitrátový dusík je přijímán při pH kyselejších. Při pH 6,8 se příjem  $NO_3^-$  a  $NH_4^+$  v rostlinách může vyrovnat. Amonný iont působí inhibičně na příjem nitrátové formy.

Nitrát je prakticky hlavním zdrojem dusíku pro výživu rostlin. Dříve než může být metabolizován, je třeba redukovat na  $NH_3$ . Tento proces zvaný redukce nitrátu se stává ze dvou etap, a to redukce  $NO_3^-$  na  $NO_2^-$  a z další redukce  $NO_2^-$  na  $NH_3$ . Obecně uznávaný mechanismus asimilace  $NO_3^-$  zelenými rostlinami na světle uvádí obrázek 2.15.

#### Obr.2.15 Schéma nitrátové a nitritové redukce (MENGEL, KYRKBY 1978)

Enzymy, které se zúčastní tohoto procesu jsou nitrátreduktáza a nitritreduktáza. Nitritreduktáza katalyzuje první stádium redukce z  $NO_3^-$  na  $NO_2^-$ , které probíhá v citoplazmě. Další redukce  $NO_2^-$  na  $NH_3$  probíhá v chloroplastech a je prováděna nitritreduktázou. Oba enzymy fungují seriově, takže nedochází ke zvýšené akumulaci nitridů.

Nitrátreduktáza se stává z flavinproteinu (FAD) a Mo. Obě složky fungují jako nosiče elektronů v procesu přenosu elektronů. Předkládá se, že jedna složka přenáší elektrony z NAD na flavin a obsahuje bílkovinu, druhá složka přenáší elektrony přes Mo na nitrát. Je-li však Mo deficitní nebo inaktivní (wofram) enzym může přenášet elektrony z NADH, ale nemůže redukovat nitrát. Důležitým znakem nitrátreduktázy je to, že se jedná o indukovaný enzym a k jeho syntéze dochází jen tehdy, je-li v cytoplazmě přítomen nitrát.

Druhým stupněm procesu asimilace nitrátu je redukce  $NO_2^-$  na  $NH_3$ :

Pro tuto fázi redukce je třeba silného redukčního činidla v zelených buňkách, kterým je ferredoxin. Ferredoxin získává elektrony přímo z fotosyntetického řetězu transportu elektronů

Účinek nitrát a nitritreduktázy může být vyjádřen souhrnně takto:

Při této reakci je spotřebováno na redukci 1 molu  $NO_3^-$  8 ekvivalentů elektronů a 8 ekvivalentů  $H^+$ . Reakce má alkalický účinek neboť je produkován 1 ekvivalent  $OH^-$ .

Ionty  $OH^-$  vzniklé při redukci nitrátů v rostlinných buňkách mohou částečně zůstat v rostlině nebo být převedeny do živného prostředí a tak zvyšovat jeho pH. Při jednostranné výživě  $NO_3^-$  je zvýšena syntéza organických iontů a tím je stimulován příjem kationtů a to především  $Ca^{2+}$  a  $K^+$ .

Aktivitu nitrátreduktázového systému ovlivňuje řada faktorů, z nichž světlo má velmi důležitou úlohu. Přenesením rostlin ze světla do tmy je aktivita nitrátreduktázy potlačena i tehdy, je-li  $NO_3^-$  přítomen v dostatečném množství. Tento účinek spolu s poklesem redukční síly je hlavní příčinou

akumulace nitrátu při nižší intenzitě světla. Akumulace nitrátu může často probíhat i jako důsledek nízké intenzity osvětlení a vysokého hnojení nitráty.

Asimilaci nitrátu ovlivňuje i teplota. Bylo prokázáno, že při teplotách kořenu kolem 30°C dochází k intenzivnímu příjmu  $\text{NO}_3^-$ , ale snižuje se aktivita nitrátoreduktázy.

Vedle těchto faktorů je asimilace ovlivněna i minerální výživou a to zejména Mo. Je-li Mo deficitní, dochází ke kumulaci nitrátů a snížení aktivity nitrátoreduktázy. Mn rovněž ovlivňuje asimilaci nitrátu nepřímo, protože nezbytnou složkou fotosystému a tedy i toku elektronů z vody přes ferredoxin na nitritoreduktázu.

Zdroj redukční síly pro enzymy nitrátoreduktázového systému se v rostlinách obnovuje v energetickém metabolismu: při dýchání vznikají dva typy pyridinových nukleotidů-NADH i NADPH, při fotosyntéze se tvoří NADPH a redukovaný ferredoxin. Při vysoké intenzitě osvětlení listu se zvyšuje po přidání  $\text{NO}_3^-$  do fotosyntetizujícího listu výdej  $\text{O}_2$ . To potvrzuje přímé spojení fotosynteticky vzniklé síly při redukci nitrátu. (Obr. 2.16).

Obr. 2.16 Obecné schéma metabolismu spojené s redukcí nitrátů (podle BIDWALLA 1979)

Rostlina přijatý nitrát ukládá do metabolického poolu, kde  $\text{NO}_3^-$  podléhá redukcí a dále do zásobního poolu ve vakuole v níž uložený nitrát není redukován a často zvyšuje jeho obsah na nežádoucí úroveň. Vedle těchto poolů (obr. 2.7) existuje v buňce i malý krátkodobý pool indukční, který se přednostně doplňuje transportem nitrátů zvenčí a stimuluje aktivitu NR systému.

Podle toho, kde dochází k redukci nitrátů, můžeme rozlišovat 3 skupiny rostlin:

Rostliny s redukcí nitrátů v nadzemních částech, např. brutnák, řepa (Xanthium), kukuřice. V kořenovém systému těchto rostlin je neměřitelná nitrátoreduktáza. Xylémový roztok obsahuje 95-99 % dusíku ve formě  $\text{NO}_3^-$  iontů.

Rostliny s redukcí nitrátů v kořenech i v nadzemní části. V obou rostlinných částech jsou hladiny nitrátoreduktázy vysoké. V xylému dochází k transportu  $\text{NO}_3^-$  iontů i molekul organického dusíku. Tímto intermediárním typem se vyznačuje většina rostlin.

Rostliny s asimilací  $\text{NO}_3^-$  v kořenech. Převaha nitrátoreduktázy je v kořenech, takže v xylému se pohybuje převážně organický dusík. Asimilací tohoto typu se vyznačují některé dřeviny.

Obr. 2.17 Schématické znázornění nitrátových a cukerných pololů z hlediska indukce a syntézy nitrátoreduktázy. Obdélníky s plnými čarami: kompartmenty ohraničené semipermeabilní membránou. Šipky s přerušovanou čarou: transport omezen. (SAHULKA 1980)

Kumulace nitrátů představuje v rostlině rozdíl mezi příjmem a jeho redukcí. Určité rostliny se vyznačují velkým příjmem nitrátů a neefektivní redukční

schopností. Tyto rostliny mají tendenci kumulovat nitráty a řadíme k nim: špenát, celer, řepa zeleninová, ředkvička, rychlený salát aj.

Tab.2.11. Obsah  $N_{\min}$  v půdě a koncentrace  $NaNO_3$  v čerstvé hmotě špenátu (RICHTER 1990)

Při výživě rostlin vysokými dávkami dusíku dochází v půdě činností nitrifikačních bakterií k jejich přeměně na nitráty. Vysoká koncentrace nitrátů v živném prostředí nebo použití ledků k hnojení na list udržuje vysoký obsah nitrátu v rostlinách, který zvláště u zelenin a krmných plodin může vést ke zhoršení zdravotního stavu. VOLF (1981) uvádí, že toxická dávka dusičnanu pro dospělého člověka je 6 g a pro kojenče 100 mg. Toxicita nitrátu se může projevovat methemoglobinemií a vedle toho nitráty mohou být v zažívacím traktu přeměňovány na karcinogenní nitrosaminy. Pro odstranění tohoto nebezpečí je nutné používat dusíkatá hnojiva v únosných dávkách., omezovat nitrifikaci používáním inhibitoru jejich činností a kontrolovat obsah nitrátu v zeleninách a krmivech.

#### 2.7.1.2.1.3. Asimilace amoniakálního dusíku

Příjem kationtové formy dusíku není dosud plně objasněn. Názory se liší v tom, jestli je dusík přijímán jako  $NH_4^+$  kationt, nebo ve formě neutrální molekuly  $NH_3$  je přijímán přednostně, zvláště při vyšším pH, tj. v neutrálním a zásaditém prostředí. Amonný iont působí inhibičně na příjem nitrátové formy N. Inhibice není zdůvodňována zvyšující se koncentrací  $NH_4^+$  v roztoku, ale je i důsledkem saturace specifických míst jeho příjmu. Vznikem aminokyselin a iontů  $H^+$  jako produktu asimilace  $NH_4^+$  se v cytoplazmě zvyšuje acidita, která může neutralizací transmembránového gradientu pH v kořenových buňkách omezit přenos iontů  $NO_3^-$  přes membránu do buňky.

Při výživě rostlin amoniakálním dusíkem je celkově nižší příjem většiny iontů, ale zvláště kationtů ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$ ) a organických aniontů.

Z energetického hlediska je amoniakální dusík výhodným zdrojem pro rostliny, protože může být přímo zapojen do metabolismu bez dalších požadavků na energii. Tuto "výhodu" můžeme pozorovat jen při nízkých koncentracích  $NH_4^+$  dusíku v živném prostředí.

Asimilace  $NH_4^+$  předpokládá pouze odštěpení  $H^+$  z kationtu:

Vzniklé  $H^+$  ionty jsou obvykle vylučovány do vnějšího prostředí a tak snižují pH (okyselení).

Z chemických analýz vyplývá, že deprese růstu při  $NH_4^+$  výživě není způsobená zvýšenou kumulací dusíkatých iontů, ale vyčerpáním sacharidů. Amoniak potom není rostlina schopná využít a tak se zvyšuje alkalita buňek. Volný amoniak v buňce blokuje fotosyntetickou fosforylaci, omezuje dýchací procesy, snižuje oxidoredukci ( $NADH \rightarrow NAD$ ) atp.

$\text{NH}_3$  může být pro rostlinu toxický již při nízkých koncentracích. Toxicita je závislá i na pH živného prostředí. Zásadité pH živného roztoku toxicitu  $\text{NH}_4^+$  zvyšuje a kořeny mohou být již při nižší koncentraci tohoto iontu poškozeny.

#### 2.7.1.2.1.4. Asimilace močoviny

Močovina může být přijímána rostlinami po jejím předchozím rozkladu v půdě ureázou nebo ve formě celých molekul, zvláště při foliární výživě. V přirozených půdních podmínkách je močovina přijímána rostlinami po jejím rozkladu na  $\text{NH}_4^+$  nebo dále po mikrobiální přeměně na  $\text{NO}_3^-$ .

Rostliny jsou schopny přijímat také močovinu ve formě celých molekul a v kořenech i dalších rostlinných tkáních ji ureázou přeměňovat na amoniak. Reakce probíhá podle rovnice:

Tuto schopnost však nevykazují všechny rostliny. Aktivita ureázy se s postupujícími vývojovými fázemi snižuje.

Vedle tohoto enzymatického rozkladu močoviny v rostlině předpokládá řada autorů včlenění N močoviny do N metabolismu přímo. Schématicky je možné reakci znázornit takto:

U pšenice žita, ječmene, ovsa a kukuřice byla v rostlinách močovina nalezena v době vzcházení. Syntetická močovina může v rostlině plnit funkci amidů a v této formě ji kořenový systém může předávat do nadzemních orgánů. Asimilace močoviny je aktivní metabolický proces, který je pro rostliny zdrojem nejen N, ale i uhlíku. Potvrdily to práce se značenou močovinou u rýže a pšenice.

Na základě nádobových pokusů bylo zjištěno, že v porovnání s ostatními formami dusíku projevovala močovina určitou růstovou depresi, která byla v literatuře nazvána "fytotoxicity močoviny". Její příčiny jsou ve vysokém obsahu biuretu, v účinku samotné močoviny nebo meziproductech přeměny v půdě ( $\text{NH}_4\text{OCN}$  nebo  $\text{NH}_3$ ), v rostlině.

Biuret ( $\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}-\text{CO}-\text{NH}_2$ ) je vždy přítomen v močovně a při hnojení je nutné znát jeho obsah v hnojivu. Symptomy poškození rostlin biuretem jsou uváděny takto: mezižební žloutnutí listů, zasychání listů od špiček, deformace listů, brzdění prorůstání prvního listu z koleoptile u obilovin. Toto onemocnění pojmenovali BABIČKA, ZAKABÁK (1966) hyponastií, a bylo prokázáno na základě pokusů a dávkou  $10 \text{ kg biuretu} \cdot \text{ha}^{-1}$ . Pokusy prováděné ve vodních kulturách potvrdily při koncentraci 50 ppm toxický účinek biuretu.

Toxicita biuretu se vysvětluje vlivem na Krebsův cyklus, kde se blokují centra fixující amoniak a tím se nepřímo ovlivňuje syntéza bílkovin v listech. Další příčinou toxického působení může být nadměrné množství amoniaku, který vzniká vysokou ureázovou aktivitou některých rostlin (vikvovitě). Amoniak rostlina není schopna zabudovat do organických sloučenin z důvodu nedostatku sacharidů.

Proto se nedoporučuje jednorázově aplikovat vyšší dávky dusíku ve formě močoviny než  $100 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ , aby nedošlo k poškození zvláště malosemenných

roślin.

#### 2.7.1.2.2. Inkorporace amoniakálního dusíku

Asimilační cesty dusíku vycházejí z  $N_2$ , nitrátů, amoniaku nebo organických N sloučenin. Všechny poskytují buňce jako konečný produkt amoniak, který je v převážné míře v buňce využíván po reakci s oxokyselinami na aminokyseliny.

U vyšších rostlin byla prokázána cesta zabudování amoniaku enzymovým systémem GS/GOGAT (glutaminsyntetázou/ glutamin 2-oxoglutarátaminotransferázou, tj. glutamátsyntázou). Uvedená reakce probíhá v chloroplastech spříženě za sebou a výsledným produktem je glutamin a glutamát (obr. 2.18).

Glutaminsyntetáza (GS) vyvolává reakci, při níž glutamát funguje jako akceptor  $NH_3$  za vzniku glutaminu. Reakce je endotermní a vyžaduje ATP a  $Mg^{2+}$ . ATP je dodáván fotosyntetickou fosforylací. V přítomnosti redukčního zdroje předává glutamin svoji aminoskupinu. Reakci katalyzuje enzym glutamátsyntáza a energii dodává ferredoxin.

Obr. 2.18 Schéma glutaminsyntetázy a glutamátsyntázy

(MENGEL, KIRKBY 1978)

Vznikají tedy dvě molekuly kyseliny glutamové, jedna z glutaminu po odnětí  $NH_2$  skupiny, druhá z kyseliny ketoglutarové po příjmu  $NH_2$  skupiny. Obě reakce GS a GOGAT probíhají v rostlinných buňkách za sebou a dávají vznik glutaminu a glutamátu.

Přítomnost glutaminsyntetázy v chloroplastech zaručuje, že amoniak vzniklý po redukci nitrátu může být využíván, aniž by došlo k přerušení fosforylace. LEE a MILFIN (1974) předpokládají, že tento systém představuje roli glutamátdehydrogenázy (GDH). Řada pokusů nás poučuje o tom, že i když za normálních podmínek probíhá asimilace amoniaku cestou GS (GOGAT) mají rostliny poměrně vysoký potenciál glutamátdehydrogenázy. To vede k domněnce o existenci jakéhosi bezpečnostního zařízení rostliny, když nejsou splněny vyšší energetické nároky. Asimilace amoniaku pro udržení životní aktivity rostliny pak pokračuje účinkem GDH.

Glutamátdehydrogenáza katalyzuje reakci mezi  $NH_3$  a ??? oxoglutarátem. Proces má za následek aminaci ??? glutarátu spojenou s redukcí NADPH (redukční aminace). Součástí tohoto enzymu je Zn.

V glutamátu a glutaminu vázaný aminový dusík může být přenášen na jiné oxokyseliny transaminací. Tento proces katalyzují aminotransferázy. Transaminace je u rostlin prostředkem pro syntézu celé řady aminokyselin a je pravděpodobné, že  $NH_2$  skupiny většiny aminokyselin jsou právě odvozeny od glutamátu. Nejdůležitějšími akceptory  $NH_2$  jsou následující oxokyseliny:

Má-li rostliny nadbytek  $NH_3$ , mohou glutamát a asparát sloužit jako akceptory amonia. Vytvoření amidů je pro rostliny důležité, poněvadž nahromaděný

$\text{NH}_3$  v pletivech by působil na rostliny toxicky. Toxicita je způsobena tím, že amoniak silně alkalizuje prostředí, což se projevuje vystouplou listovou nervaturou a zasycháním listů od špiček. Na to pak navazuje blokování fotosyntetické fosforylace, omezení dýchání, inhibice enzymových systémů. Kritická koncentrace toxicity  $\text{NH}_3$  je uváděna v rozpětí kolem 0,15-0,2 mM pro kořeny. Hromadění asparaginu a glutaminu nastává tehdy, jsou-li rostliny vystaveny vysokým dávkám anorganického dusíku, zejména  $\text{NH}_4$ .

Amoniakální dusík je dobře asimilován těmi rostlinami, které mají dostatek sacharidů, důležitých pro tvorbu organických kyselin. Při naprostém jejich nedostatku se nehromadí jen amidy, ale i amoniak a dochází k otravě rostlin. Proto je opodstatněný názor, že na počátku růstu rostlin jsou amonné soli méně vhodným zdrojem dusíku než v pozdější době, kdy fotosyntézou vzniká dostatečné množství sacharidů.

Vstupem dusíku do rostliny a jeho zabudováním do oxokyseliny končí teprve první a případně u  $\text{NO}_3^-$  a org. dusíku fáze asimilace. Na ni navazuje vlastní využití (utilizace) N v metabolismu a konečně jeho reutilizace. Procesy reutilizace je dusík v průběhu ontogeneze rostlin i několikrát využit. Koloběh dusíku charakterizují uvedené stupně (obr.2.19).

Obr.2.19 Schéma koloběhu dusíku v rostlině (podle MENGELA a KIRKBYHO upravil RYCHTER 1988)

Po asil)ilaci dusíku dochází k jeho přeměně na organické dusíkaté látky. Dalším stupněm je syntéza vyšších dusíkatých sloučenin o velké molekulární hmotnosti. Z těchto sloučenin jsou to zvláště proteiny a nukleové kyseliny. Nízkomolekulární dusíkaté látky a amonokyseliny slouží jako stavební jednotky proteosyntetické reakce. Jedním ze základních principů hospodaření dusíkem je u rostlin jeho reutilizace. Jejím základem na metabolické úrovni je velice rozvinutý transaminační metabolismus, který umožňuje vratný přenos aminoskupiny přes celou řadu meziproductů. Tak dusík již jednou zabudovaný do organických látek neztrácí hodnotu energie organické vazby a je snadno dále metabolizován.

V zelených rostlinách proteinové dusíkaté látky zaujímají z celkového N 80-85 % . Z toho na nukleové kyseliny připadá asi 10 % a na rozpustný aminodusík 5 % . průběhu vegetace jsou to zvláště proteiny pro stavbu a

enzymů, zatímco v semenech a zrnech hlavní proteinové frakce představují zásobní bílkovinu.

#### 2.7.1.2.3. Translokace dusíku

Přijatý dusík kořeny je translokován xylémem do nadzemních částí rostlin. Forma translokace dusíku je závislá na zdroji jeho příjmu a metabolických procesech v kořenech. Dusík nitrátový je transportován do stébel a listů v závislosti a nitráty hlavními sloučeninami, ve kterých je dusík translokován. Všeobecně xylémová šťáva obsahuje ze 70-80 % aminokyseliny, u kterých je poměr N:C větší než 0,4. Potvrdilo se, že glutamin a asparagin jsou hlavní látky, kterými je dusík transportován při minimální spotřebě uhlíku.

Translokace a reutikuizace dusíku jsou důležitými procesy v životě rostlin. Mladé listy musí mít zabezpečenou výživu aminokyselinami až do dospělosti. Jestliže výživa dusíkem je přerušena, dusík ze starších listů je translokován do mladších rostlinných orgánů. Z tohoto důvodu u rostlin rostoucích při deficienci N se objevují symptomy nedostatku dusíku předně u starších listů. V těchto listech dochází k hydrolýze proteinů (proteolýza) a vzniklé aminokyseliny jsou redistribuovány do mladších listů. Výsledkem proteolýzy je odumření chloroplastů a pokles obsahu chlorofylu. Žloutnutí listů je tak prvním projevem nedostatečné dusíkaté výživy.

#### 2.7.1.2.4. Symptomy nedostatku a nadbytku dusíku

Při nedostatečném zásobení rostlin dusíkem se obsah dusíkatých látek v rostlině silně snižuje a rostliny se slabě vyvíjí. Podle stupně nedostatku N se mění barva nejstarších listů od bledě zelené do žluté. Při silném nedostatku dusíku list odumírá a někdy i odpadne. Listy nižších pater obvykle trpí nedostatkem N dříve, protože se z nich N přemísťuje, aby udržel vývoj mladších listů, plodů a semen. To někdy vede ke klamnému dojmu rychlého dozrávání.

Nadbytek dusíku má naopak vliv na bujný růst rostlin. Rostliny se vyznačují větší asimilační plochou, listy jsou tmně zelené (spodní často žlutne v důsledku nedostatku světla), u obilnin jsou stébla řídká, náchylná k poléhání a chorobám.