

УДК 631.811.3'4'5'6.033

ИЗМЕНЕНИЕ КАТИОННОГО СОСТАВА ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ ПРИ ВАРЬИРОВАНИИ КОНЦЕНТРАЦИЙ К, Са, Mg И Na В СРЕДЕ

ПЕТРОВ-СПИРИДОНОВ А. Е.
(Кафедра физиологии растений)

За последние годы накопилось достаточно большое число данных, подтверждающих очень важный факт — сохранение суммарной концентрации катионов (СКК) в тканях растений в течение длительного времени на постоянном, стабильном уровне [3, 5, 6, 8 и др.]. Константность СКК в тканях растений, как считает ряд исследователей, указывает на возможность саморегуляции процессов поглощения, распределения и накопления ионов растениями [1, 7, 9]. По нашему мнению, стабильность СКК имеет прямое отношение и к вопросам регуляции водных отношений между органами растения. В этой связи, по-видимому, следует внимательней рассмотреть утверждение Титца-Беттнера [13] о том, что поглощение К, Са и Mg обусловлено авторедупликацией систем синтеза и систем, обеспечивающих суммарный выход растительной массы. Отсюда следует очевидный вывод, что ионы представляют составную часть сложных структур живых систем.

Вместе с тем мы разделяем мысль Уоллеса [7], который, высоко оценивая значение факта стабильности СКК, справедливо подчеркивал, что еще более важной представляется необходимость выяснения условий, оказывающих влияние на соотношение катионов в СКК [6]. Ранее [3] в опытах с пшеницей нами было установлено, что при сильном отклонении уровня элементов минерального питания в среде от нормы как в сторону увеличения, так и уменьшения СКК однозначно снижается в 3—4 раза. Одновременно сильно изменяется отношение между катионами. На фоне нормальной концентрации всех элементов питания, кроме К и Са, концентрации которых реципрочно варьировали в самых широких пределах, СКК в надземных органах пшеницы, фасоли и подсолнечника поддерживалась на константном уровне, а соотношение между К и Са примерно соответствовало их соотношению в питательной среде [4]. Аналогичные результаты были получены в опытах с пшеницей и подсолнечником при варьировании концентраций К и Mg [5].

Данная работа является продолжением этих исследований. Постановка новых экспериментов необходима не только для более углубленного изучения вопроса о роли величины соотношения между катионами и величины СКК в поглотительной и распределительной функциях корневых систем и других органов растения, но и для оценки корреляции между критическими значениями указанных параметров и ростовыми процессами.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов были выбраны фасоль сорта Сакса без волюкна и подсолнечник Саратовский 10. Растения выращивали в водной культуре и 1 н. смеси Хогланда (контроль), в контролируемых усло-

виях освещения и температуры. Использовали лампы ДРЛ-500, освещенность около 8000 лк, световой период 14 ч; температура поддерживалась постоянно на уровне $20 \pm \pm 1^\circ$. Смену питательных растворов проводили раз в 5 дней. Повторность опытов 6-кратная. Возраст опытных растений в момент окончания эксперимента 35—37 дней.

Опыты с фасолью и подсолнечником включали общий контроль и 12 опытных вариантов питания, из которых три являлись дополнительными контрольными вариантами. Из приводимой схемы питания растений (табл. 1) следует, что во всех вариантах изменялось только содержание катионов. При этом СКК в среде, кроме дополнительных контролей, оставалась равной 20 мэв/л.

Убранные растения расчленили на органы, после чего определяли сырую, а после высушивания — воздушно-сухую массу. Содержание К и Na в органах растений определяли на пламенном фотометре после сухого озоления растительного материала; Ca и Mg — трилометрическим методом.

Результаты опытов и их обсуждение

Предварительный анализ данных табл. 2 позволяет установить ряд общих различий в росте опытных растений. Во-первых, подсолнечник оказался более чувствительным объектом как к недостаточности любого из катионов, так и к катионному составу среды (растения вариантов 5 и 6, т. е. при замене Ca на Na и Ca на Mg, погибли). На-

Т а б л и ц а 1
Схема питания растений

Вариант	Содержание катионов в среде, %				Сумма катионов, мэв/л
	K	Ca	Mg	Na	
1 (контроль)	30	50	20		20
2	5	50	20	25	20
3	5	50	45		20
4	5	75	20		20
5	30	10	20	40	20
6	30	10	60		20
7	70	10	20		20
8	30	50	2	18	20
9	30	68	2		20
10	48	50	2		20
11	6,7	67,0	26,3		15
12	50	17	33		12
13	36,6	61,0	2,4		16,4

Пр и м е ч а н и е. Вариант 1 (контроль) — неизменная питательная смесь Хогланда 1 н., содержащая 6 мэв/л K, 10 мэв/л Ca и 4 мэв/л Mg. Вариант 11 — дополнительный контроль к вариантам 2, 3, 4; вариант 12 — дополнительный контроль к вариантам 5, 6, 7; вариант 13 — соответственно контроль к вариантам 8, 9 и 10.

Т а б л и ц а 2
Сырая масса органов фасоли и подсолнечника (г/растение)

Варианты	Фасоль			Подсолнечник		
	листья	стебли	корни	листья	стебли	корни
1	10,1	4,4	5,0	23,4	16,8	16,0
2	1,6**	0,9**	0,7**	1,2**	0,9**	0,5**
3	5,4**	2,2**	2,7**	0,2**	0,4**	0,6**
4	7,6**	3,2**	3,7	14,4**	9,6*	9,6*
5	1,3**	1,0**	0,5**	Растения погибли на 13—14-й день		
6	1,4**	0,9**	0,6**	опыта		
7	8,4	4,1	6,4	23,5	15,2	16,0
8	7,5**	3,2*	4,4	20,7	14,8	15,0
9	8,7	3,6	5,2	20,6	15,6	15,6
10	3,1**	1,6**	1,4**	18,3	15,4	11,0*
11	9,0	4,0	5,0	15,1**	9,7*	9,0**
12	9,2	4,1	5,5	15,8**	10,0*	12,3
13	9,5	4,0	5,3	17,9*	14,5	12,4

Пр и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3: * — различия с контролем достоверны при $P_{0,05}$; ** — при $P_{0,01}$.

против, значительное снижение содержания К, Са, Mg в питательной смеси не сказалось на росте всех органов фасоли по сравнению с контролем (варианты 11, 12, 13). Это можно объяснить тем, что органы фасоли растут медленнее, чем у подсолнечника. Однако при сильных отклонениях в соотношении между катионами рост органов фасоли подавляется в 5—10 раз. Вывод очевиден: торможение роста опытных растений в большей степени является следствием нарушения соотношений между катионами, чем их недостатком в среде.

Во-вторых, наиболее резкое торможение ростовых процессов отмечено при частичной замене калия на натрий или магний. Особенно сильно на росте подсолнечника сказывался избыток магния. Можно предполагать, что у подсолнечника в отличие от фасоли, отсутствуют компенсирующие механизмы регуляции внутренней ионной среды в условиях крайнего проявления К—Mg антагонизма [2, 12]. Сильное ингибирование роста при замене большей части К на Na также следует рассматривать с точки зрения их антагонистического взаимодействия, которое ослабляется при увеличении концентрации Са в среде. Этот факт достаточно хорошо исследован и постоянно воспроизводится. По-видимому, ионы Са заметно увеличивают избирательность поглощения корней к К в присутствии даже значительных концентраций Na [8, 10]. Предположение о повреждающем действии Na как типичном солевом агенте следует отвергнуть, поскольку его концентрация не превышала 0,01—0,02%.

В-третьих, не менее сильное угнетающее действие на рост растений оказывает замена Са на Na или Mg. Как в случае недостатка К и Mg, низкая концентрация Са сама по себе не подавляет рост фасоли и относительно слабо подавляет рост надземных органов подсолнечника (сравним варианты 5, 6, 7 с вариантом 12). Более того, на примере подсолнечника, но не фасоли, отмечается компенсирующее действие высокой концентрации К (вариант 7).

При нормальном или повышенном уровне калия и кальция в среде (варианты 8, 9, 10) снижение магния в 5 раз не сказалось существенным образом на росте подсолнечника. Как показывают данные табл. 2, рост опытных растений подавлялся наиболее сильно либо в

Т а б л и ц а 3

Содержание К, Са, Mg в органах фасоли (мкэкв г сырой массы)

Варианты	Листья				Стебли				Корни			
	К	Са	Mg	Σ катионов	К	Са	Mg	Σ катионов	К	Са	Mg	Σ катионов
1	116	256	121	493	144	138	120	402	140	78	140	348
2	21**	220*	146	387**	66**	193**	193**	452**	54**	240**	280**	574**
3	33**	210**	184	427**	86**	162**	210**	458**	70**	112**	280**	462**
4	24**	292*	152	468	90**	165**	145**	400	55**	95**	187	336
5	55**	142**	218**	425**	120**	112	127	359**	55**	125**	315**	495**
6	72**	141**	234**	447**	112**	103**	161**	376**	72**	72	216**	360
7	130	144**	148	422**	145	89**	73**	307**	122*	36**	106	264**
8	77**	286	84*	447	125**	129	58**	312**	116**	71	71	258**
9	98	400**	64*	562**	185**	204**	170**	549**	116**	85	70	271**
10	191**	300	131	622**	137	163**	166**	466**	164**	109**	128	401*
11	80**	370**	135	585**	112**	115**	88**	315**	77**	77	161	315
12	115	206**	256**	577**	147	84**	86**	317**	109**	40**	145	294**
13	92**	300	112	504	140	120*	64**	324**	115**	72	87	274**

Примечание. В вариантах с заменой К, Са, Mg на Na последний в растительных тканях обнаружен в незначительном количестве и потому не входит в сумму катионов.

случае добавления к 4 мэкв Mg натрия либо в случае избыточной концентрации одного Mg. Возникает вопрос, не существует ли синергетического взаимодействия между Mg и Na? Что же касается антагонистического взаимодействия между Mg и K, оно воспроизводится устойчиво и еще раз подтверждается опытом с фасолью (вариант 10).

Дальнейший анализ данных табл. 1 следует вести с учетом изменений в содержании катионов в тканях растений (табл. 3 и 4).

Т а б л и ц а 4

Содержание K, Ca, Mg и Na в органах подсолнечника (мэкв/г сырой массы)

Вариант	Листья					Стебли					Корни				
	K	Ca	Mg	Na	Σ катионов	K	Ca	Mg	Na	Σ катионов	K	Ca	Mg	Na	Σ катионов
1	77	174	111		362	64	119	64		237	61	30	35		126
4	41*	222*	173**		436*	18**	144	74		236	17**	38*	47**		102*
7	116*	82**	116		314	96**	66**	66		228	80**	19**	26*		125
8	116*	181	76	6	379	66	100	25**	11	202*	75**	30	31	18	154**
9	112*	182	100		394	62	106	30**		198*	60	26	14		100**
10	119*	180	136		435*	68	88**	31**		187**	73*	32	17**		122
11	31**	274**	168**		473**	22**	133	90**		245	20**	30	57**		107*
12	82	158	151*		391	73**	80**	62		215	67	26	26		120
13	83	238**	73*		394	92**	91**	27**		210	64	40**	16*		120

П р и м е ч а н и е. Как отмечалось выше, растения вариантов 5 и 6 погибли. Данные по вариантам 2 и 3 не приводятся в связи с недостаточностью материала для анализа.

Рассмотрение данных табл. 3 еще раз убеждает в том, что значительное изменение соотношений между катионами в среде сопровождается не меньшим изменением их содержания и соотношения в органах растений, хотя оно и не всегда является адекватным. Если анализировать связь между ростом органов и содержанием в них отдельных катионов, то очевидно, что она не поддается простому анализу, поскольку из сравнения контрольного варианта и вариантов с недостатком K, Ca и Mg следует, что сама по себе недостаточность этих катионов в тканях растений не повлияла на рост органов опытных растений (сравним вариант 1 и варианты 11, 12, 13). Кроме того, поступление и накопление катионов, очевидно, в сильной степени определяется их соотношением в среде. Так, при низком уровне K, Ca и Mg в среде их поступление в листья сильно подавляется в случае избытка любого другого катиона, исключением является поступление Mg при высокой концентрации K. Заметим, что всего сильнее тормозилось накопление в листьях K и заметно слабее — Ca и Mg. Подавление накопления катионов наиболее заметно выражено в стеблях и корнях опытных растений. Подавление поступления K в стебли составляло 74—80% к дополнительному контролю (вариант 11). Напротив, содержание в стеблях Ca и Mg иногда даже превышало дополнительный контроль (варианты 12, 13). В корнях содержание K не изменялось с увеличением концентрации Mg и относительно мало снижалось при избытке Na и Ca (около 30%). Содержание Mg в корнях практически не изменялось, а содержание Ca при избытке Mg и Na увеличилось даже в 2—3 раза. Неоднозначность результатов по содержанию катионов в разных органах растения, по-видимому, должна привлечь внимание в том смысле, что наши данные являются как бы фотографией конечного результата предшествующих важных последовательных событий, которые непременно должны были начать разворачи-

ваться с наиболее уязвимого звена. Являются ли таковым звеном корни или листья, сейчас ответить трудно.

Данные табл. 4 также говорят об отсутствии прямой связи между содержанием данного катиона в тканях органов и их ростом, если оно не достигает критического уровня. Сравнение контрольного варианта с дополнительными показывает, что снижение содержания К, Са и Mg в 2—3 раза либо слабо сказывается на росте листьев и стеблей, либо не оказывает влияния на рост корней. Критическими для подсолнечника оказались частичные замены К на Na и Mg. В этих вариантах, как отмечалось выше, растения погибли.

Высказанное выше мнение об отсутствии прямой зависимости между ростом и содержанием в тканях органов катионов подтвердилось и данными корреляционного анализа. Полученные величины корреляции хотя и были достаточно высоки ($r=0,5\div 0,6$), тем не менее оказались недостаточны, на наш взгляд, надежными. По этой причине нами по данным табл. 3 и 4 были рассчитаны соотношения катионов (К : Са : Mg) в тканях органов опытных растений и по ним определены показатели корреляции между ростом органов и отношением Са+Mg/К, Mg/К, Са/К; величина корреляционного отношения — $\eta_{y/x}$, коэффициент корреляции — r , показатель линейности корреляции — γ/ny .

Т а б л и ц а 5

Показатели корреляции между ростом органов растений и отношением катионов в них

Показатели корреляции	Листья			Стебли			Корни		
	Са+Mg/К	Mg/К	Са/К	Са+Mg/К	Mg/К	Са/К	Са+Mg/К	Mg/К	Са/К
О п ы т ы с ф а с о л ь ю									
$\eta_{y/x}$	0,82	0,93	0,69	0,62	0,96	0,97	0,91	0,93	0,78
t_{st}	4,66	8,61	3,17	2,61	11,26	13,13	7,11	8,21	4,23
r	-0,34	-0,43	-0,18	-0,62	-0,67	-0,48	-0,73	-0,73	-0,67
t_r	1,05	1,70	0,62	2,73	3,13	2,00	3,71	3,71	3,13
γ/ny	1,81	2,52	1,25	0,00	2,14	2,84	1,41	1,52	0,42
О п ы т ы с п о д с о л н е ч н и к о м									
$\eta_{y/x}$	0,78	0,88	0,72	0,75	0,93	0,74	0,99	0,99	0,88
t_{st}	3,75	5,50	3,12	3,00	6,60	3,00	18,50	18,50	5,63
r	-0,68	-0,73	-0,70	-0,37	-0,44	-0,36	-0,72	-0,74	-0,87
t_r	2,62	3,01	2,77	1,30	1,39	1,10	3,12	3,12	5,02
γ/ny	0,65	1,00	0,27	1,14	2,13	1,13	2,00	2,00	0,25

Примечание. Для фасоли $t_{st0,95}=2,20$; $t_{st0,99}=3,11$; $t_{st0,999}=4,49$; для подсолнечника $t_{st0,95}=2,26$; $t_{st0,99}=3,25$; $t_{st0,999}=4,78$.

Из представленных в табл. 5 данных следует, что как у фасоли, так и у подсолнечника имеется весьма тесная связь между ростом органов и отношением катионов в тканях. Выделяется своей значимостью связь между ростом и величиной отношения Mg : К, о чем уже говорилось выше. Величина корреляционного отношения 0,93—0,99 близка к функциональной зависимости. Примечательно, что корреляционная зависимость между учитываемыми показателями носит нелинейный характер. Это доказывается только для отношений Mg : К в листьях и стеблях, однако можно предполагать существование нелинейной связи для Са : К стеблей фасоли между другими отношениями катионов во всех органах фасоли и подсолнечника. Чтобы окончательно подтвердить этот важный факт, требуется накопление дополнительного экспериментального материала. Во всяком случае, необходимы более

осторожная интерпретация данных, полученных при изучении связи между условиями минерального питания и ростом растений, и определение оптимальных соотношений между катионами для разных видов и экологических групп растений.

Выводы

1. При одинаковых условиях питания фасоли и подсолнечника азотом, фосфором, серой, микроэлементами и постоянном уровне суммарной концентрации катионов, но разным их соотношении рост растений подавляется не столько вследствие недостатка того или другого катиона, сколько из-за неблагоприятно складывающихся отношений между ними внутри ткани листьев, стеблей, корней. Обнаружена нелинейная зависимость между ростом органов и величиной отношения катионов.

2. Особенно сильная отрицательная корреляция между соотношением катионов и ростом отмечается для отношения между калием и магнием. Вероятно, взаимоотношение между этой парой катионов является фактором, определяющим накопление и распределение катионов между органами растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крастина Е. Е., Лосева А. С. О некоторых закономерностях накопления катионов растениями. «Изв. ТСХА», 1974, вып. 3, с. 8—15. — 2. Пандей М., Влияние концентрации кальция, магния и калия на поглощение и накопление катионов растениями. Автореф. канд. дис. М., 1972. — 3. Петров-Спирidonov А. Е. Исследование зависимости роста растений от концентрации элементов питания. «Изв. ТСХА», 1971, вып. 4, с. 8—17. — 4. Петров-Спирidonov А. Е. Рост растений и распределение катионов по их органам на фоне высокой концентрации питательных солей при варьировании К:Са в среде. «Изв. ТСХА», 1972, вып. 6, с. 6—15. — 5. Петров-Спирidonov А. Е., Хон Чер Су. Рост надземных органов растений и распределение в них катионов в зависимости от концентрации калия и магния в среде. «Изв. ТСХА», 1973, вып. 4, с. 3—9. —

6. Попова М. В. Поглощение и накопление калия, кальция и магния подсолнечником и кукурузой при разном отношении К:Са в среде. Автореф. канд. дис. М., 1972. — 7. Уоллес А. Поглощение растениями питательных веществ из растворов. М., «Колос», 1966. — 8. Bange G. G., Schaminée-Dellaert H. *Plant a. Soil.*, 1968, vol. 27, N 1, p. 177—181. — 9. Broyer V. C., Stout P. R. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1959, vol. 10, p. 277—300. — 10. Ioham H. *Plant Physiol.*, 1955, vol. 30, N 1, p. 87—92. — 11. Salardini A., M. Khossusi. *Z. Pflanzenernährung u. Bodenk.*, 1972, Bd 131, H. 1, S. 1—5. — 12. Smith P. F., Reuther W., Specht A. W., Horneir G. *Plant Physiol.*, 1954, vol. 29, p. 349—355. — 13. Titze-Bettner L. *Z. Pflanzenernährung u. Bodenk.*, 1971, Bd 129, H 1, S. 50—56.

Статья поступила 8 июля 1977 г.

SUMMARY

The effect of different ratios between cations K, Ca, Mg, Na in their constant total concentration (20 m. equiv/l) on the growth of beans and sunflower was studied. It has been shown that the growth of plant organs is more dependent on the ratio value Mg : K, Ca : K, (Ca+Mg) : K than on the lack of K, Ca or Mg. Sharp suppression of the growth of plant organs is in non-linear correlation with the ratio values Mg : K and Ca : K. In the first case a functional relation between the growth of organs and ratio Mg : K ($\eta_{y/x} = 0,99$) has been found.