

УДК 631.811.1

ПОГЛОЩЕНИЕ ТОМАТАМИ ИОНОВ НИТРАТА И АММОНИЯ ПРИ РАЗНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ АЗОТНОКИСЛОГО АММОНИЯ В ПИТАТЕЛЬНОМ РАСТВОРЕ

Е. Е. КРАСТИНА, С. МЕНЕСЕС, М. Н. КОНДРАТЬЕВ
(Кафедра физиологии растений)

Относительная скорость поглощения растениями ионов нитрата и аммония сильно варьирует в зависимости от состава сопутствующих катионов и рН питательного раствора [5, 7 и др.], температуры в зоне корней [2], соотношения ионов нитрата и аммония в питательном растворе [9, 19, 20], вида и возраста растений [8]. Преимущество в поглощении ионов аммония отмечено у риса, причем как при одновременном, так и при раздельном снабжении двумя формами азота [6, 11].

Для исследуемого нами вопроса наибольший интерес представляют данные о поглощении растениями ионов нитрата и аммония при разном уровне азотного питания и наличии в среде обеих форм азота. Такие данные немногочисленны и противоречивы. Например, отмечено [1], что проростки ячменя при невысокой концентрации азотнокислого аммония в питательном растворе (1 ммоль) поглощают преимущественно ионы аммония, а при повышенных концентрациях (2,5 и 5 ммоль) — преимущественно ионы нитрата. В то же время наблюдалось, что молодые растения пшеницы и кукурузы при невысоких и равных концентрациях обеих форм азота в среде поглощают сходное количество ионов нитрата и аммония [10, 20]. Очень сильное влияние на соотношение поглощаемых ионов нитрата и аммония оказывают предшествующие условия азотного питания. Растения, выращенные при дефиците азота, сильнее поглощают ионы аммония, чем ионы нитрата, особенно в первые часы после внесения азота в питательную среду; это установлено в опытах с пшеницей, хлопчатником и табаком [12, 13].

Томаты широко культивируются в закрытом грунте, причем часто в условиях гидропоники при использовании азотнокислого аммония в качестве источника азотного питания. Поэтому вопрос об относительной скорости поглощения томатами ионов нитрата и аммония представляет не только теоретический, но и практический интерес. Данный вопрос мало изучен. Известно лишь, что томаты поглощают больше ионов аммония, чем нитрата, если доля первых в общем азоте среды составляет 30—50 % [9]. К тому же в этом случае наблюдалось существенное торможение роста растений по сравнению с их ростом на растворе, содержащем только ионы нитрата.

Изучение относительной скорости поглощения ионов нитрата и аммония связано также с разработкой проблемы влияния двух форм азотного питания на катионно-анионный баланс растений. Известно, что растения накапливают в тканях больше катионов и органических кислот при нитратном питании, чем при аммиачном. Это явление четко выражено у томатов, у которых различия в катионно-анионном балансе и интенсивности ростовых процессов обнаруживаются не только при питании разными формами азота, но и при варьировании соотношения ионов нитрата и аммония в питательном растворе [3, 4, 14, 15, 16]. Все сказанное выше побудило нас провести подробные исследования

для установления относительной скорости поглощения томатами ионов нитрата и аммония в зависимости от концентрации азотнокислого аммония в питательном растворе, экспозиции и возраста растений.

Методика

Опыты с томатами сорта Белый налив 241 проводили в Лаборатории искусственного климата Тимирязевской академии. Источником света служили люминесцентные лампы ЛБЦ-30. Освещенность составляла 10 клк, длина фотопериода 16 ч (свет с 6 до 22 ч), температура воздуха 20° круглосуточно.

Растения выращивали в водной культуре на модифицированной смеси Прянишникова, в которой труднорастворимые соли CaSO_4 и CaHPO_4 заменяли легкорастворимыми солями CaCl_2 и K_2HPO_4 . Питательные растворы готовили на водопроводной воде, меняли через 7 дней, pH доводили до 5,6 ежедневно. В 1-ю и 2-ю недели после высадки растений в сосуды (емкостью 1 л) концентрация солей в смеси составляла соответственно 1/8 и 1/4 нормы, а затем — 1/2 нормы смеси Прянишникова. В последнем случае содержание азота в смеси составляло 3 мэкв/л (по 1,5 мэкв каждой формы азота).

В пяти опытах методика работы во время определения поглощения растениями ионов нитрата и аммония была одинаковой. Через 4 дня после очередной смены питательного раствора растения выдерживали на воде в течение 1 ч, а затем помещали на опытные смеси, различающиеся по концентрации азотнокислого аммония при одинаковых концентрациях остальных солей (по 1/2 нормы смеси Прянишникова). Общая концентрация азота в вариантах опыта была следующей (мэкв/л): I — 0,5; II — 1,5; III (контроль) — 3,0 (концентрация азота та же, что и при предварительном выращивании растений); IV — 6,0; V — 9,0.

В опытах 1—5 начало экспозиции приходилось на 10 ч утра (через 4 ч после включения света). Пробы растворов для анализа брали через 2, 4, 6 и 12 ч во всех опытах и еще через 20 ч от начала экспозиции — в опытах 1—3. Исходный объем

раствора в сосуде 950 мл, объем пробы 40 мл. Перед взятием проб определяли объем раствора в сосудах для учета поглощенной растениями воды и последующего расчета данных.

В каждом варианте было 5 сосудов с 3—5 растениями (в зависимости от их возраста). Возраст и фаза развития растений в опытах 1—5 соответственно: 58 дней, начало плодоношения; 76 дней, плодоношение; 28 дней, 7 листьев; 29 дней, 7 листьев и 52 дня, цветение 1-й кисти. После того как в первых двух опытах было установлено, что растения варианта I поглощают весь азот за 6—12 ч, этот вариант был исключен¹.

Опыт 6 был проведен по другой методике. Перед началом экспозиции растения выдерживали не на воде, а на соответствующих опытным вариантам растворах (в течение 10 мин). Начало экспозиции в 6 ч утра, когда включался свет, продолжительность 24 ч. Во время опытного периода меняли растворы сначала через 2, а затем через каждые 4 ч. Объем раствора 350 мл, повторность 4-кратная, возраст растений 59 дней (начало плодоношения). Следовательно, в этом опыте исключалась возможность влияния на скорость поглощения азота таких факторов, как уменьшение содержания в корнях питательных элементов при выдерживании растений на воде и изменение концентрации и pH растворов от начала к концу опытного периода.

В конце экспозиции томаты убирали для определения сухой массы корней и надземных органов. Поглощение азота двух форм рассчитывали на 1 растение и на 1 г сухой массы корней, выражали в микроэквивалентах (мк/экв). Аммиачный азот определяли микрометодом Кьельдаля, нитратный — с дисульфобензольной кислотой (колориметрирование на спектрофотокориметре «Спекол»).

Результаты

Суммарное поглощение азота томатами за весь опытный период в расчете на 1 растение находилось в прямой коррелятивной связи с вегетативной массой (табл. 1), причем наиболее четкая связь наблюдалась у растений контрольного варианта.

У молодых растений при повышении концентрации азота в растворе до 6 мэкв/л (вариант IV) его поглощение увеличивалось, при концентрации 9 мэкв/л (вариант V) — уменьшалось. В фазе цветения значение этого показателя достигало максимума при концентрации азота в 6 мэкв/л и с дальнейшим ее увеличением не изменялось. У плодоносящих растений поглощение азота за 20 ч возрастало с повышением его концентрации в растворе.

¹ При изложении результатов всех опытов сохраняется единая нумерация вариантов.

Т а б л и ц а 1

Суммарное поглощение азота (мк-экв на 1 растение) за 12 (в числителе)
и 20 ч (в знаменателе)

| Опыт | Сухая масса, г | | Поглощение азота в вариантах | | | |
|------|------------------|-------|------------------------------|------------|------------|------------|
| | листья и стебель | корни | II | III | IV | V |
| 1 | 1,88 | 0,45 | <u>238</u> | <u>342</u> | <u>620</u> | <u>631</u> |
| | | | <u>336</u> | <u>538</u> | <u>843</u> | <u>924</u> |
| 2 | 1,98 | 0,52 | <u>265</u> | <u>418</u> | <u>392</u> | <u>579</u> |
| | | | <u>362</u> | <u>589</u> | <u>633</u> | <u>891</u> |
| 3 | 0,15 | 0,04 | <u>62</u> | <u>94</u> | <u>139</u> | — |
| | | | <u>99</u> | <u>132</u> | <u>158</u> | — |
| 4 | 0,21 | 0,06 | <u>95</u> | <u>119</u> | <u>212</u> | <u>83</u> |
| | | | — | — | — | — |
| 5 | 1,23 | 0,28 | <u>128</u> | <u>170</u> | <u>235</u> | <u>242</u> |
| | | | — | — | — | — |

Соотношение между поглощением томатами нитратного и аммиачного азота зависело от концентрации азотнокислого аммония в растворе и продолжительности экспозиции, хотя в подавляющем большинстве случаев оно было больше 1, т. е. поглощение ионов нитрата было больше, чем ионов аммония (табл. 2). В опытах 1, 3 и 4 максимальное преимущество в поглощении нитрата отмечалось у растений контрольного варианта при экспозиции 12 ч, когда соотношение двух форм азота в растворе было в меньшей степени изменено, чем при экспозиции 20 ч. В опыте 5, где растения начали цвести, отношение между поглощением нитратного и аммиачного азота было тем выше, чем ниже концентрация азотнокислого аммония в растворе.

Преимущественное поглощение ионов аммония за 12 ч было отмечено только в одном случае — у молодых томатов при максимальной концентрации азотнокислого аммония в растворе. У этих растений, как упоминалось выше, повышение концентрации азота в среде с 6 до 9 мэкв/л вызывало снижение поглощения общего азота более чем в

Т а б л и ц а 2

Отношение между поглощением томатами ионов нитрата и аммония при разной концентрации азотнокислого аммония в растворе за 12 (в числителе) и 20 ч (в знаменателе)

| Опыт | Варианты | | | |
|------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | II | III | IV | V |
| 1 | <u>1,50</u> | <u>2,38</u> | <u>2,19</u> | <u>1,67</u> |
| | <u>0,84</u> | <u>1,81</u> | <u>1,85</u> | <u>1,57</u> |
| 2 | <u>1,46</u> | <u>2,29</u> | <u>1,34</u> | <u>2,58</u> |
| | <u>1,20</u> | <u>1,94</u> | <u>1,49</u> | <u>1,95</u> |
| 3 | <u>1,22</u> | <u>1,79</u> | <u>1,10</u> | — |
| | <u>1,45</u> | <u>1,39</u> | <u>1,27</u> | — |
| 4 | <u>1,80</u> | <u>2,98</u> | <u>2,11</u> | <u>0,56</u> |
| | — | — | — | — |
| 5 | <u>4,60</u> | <u>2,36</u> | <u>1,91</u> | <u>1,41</u> |
| | — | — | — | — |

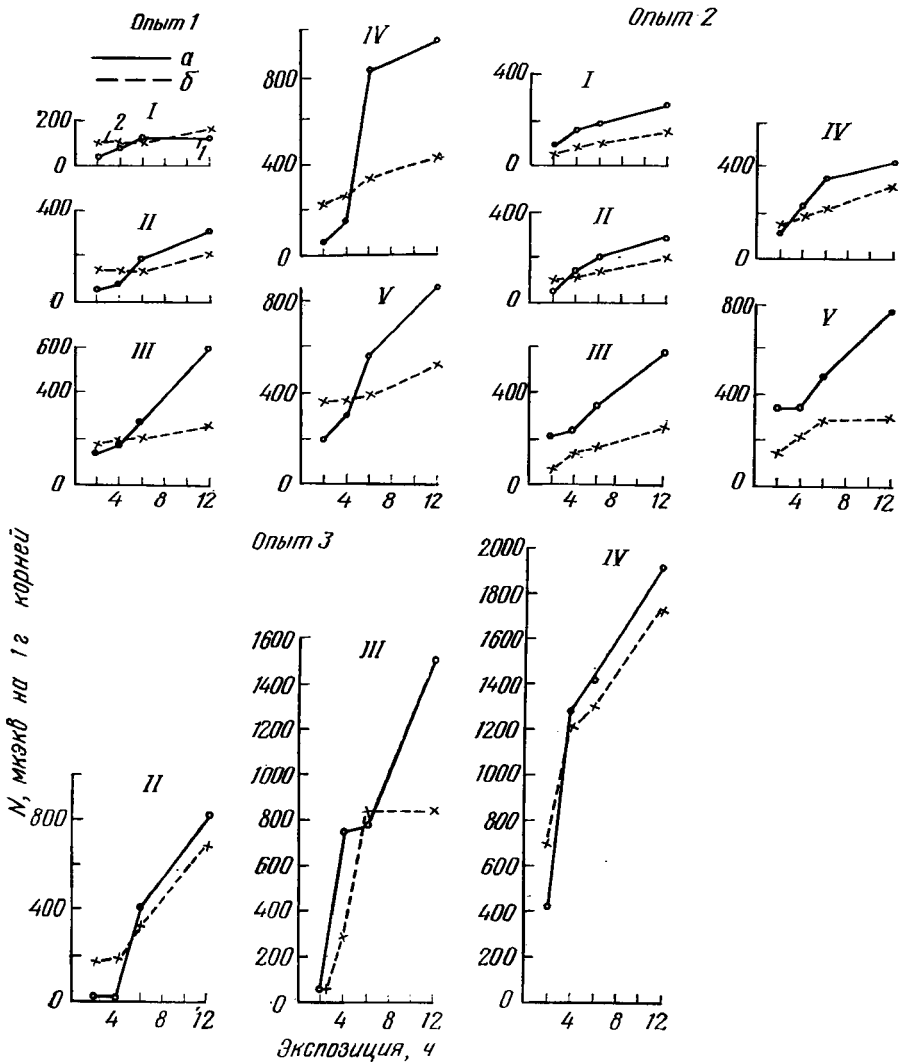


Рис. 1. Динамика поглощения ионов нитрата (а) и аммония (б) растениями в опытах 1, 2 и 3 (соответственно в возрасте 58, 76 и 28 дней).
I—V — соответственно варианты опыта.

2 раза. Следовательно, в этом случае поглощение ионов нитрата снижалось сильнее, чем ионов аммония.

С увеличением экспозиции до 20 ч во многих случаях, особенно при низких концентрациях азота в среде, отношение между поглощенными ионами нитрата и аммония уменьшалось. Это, очевидно, связано с сильным изменением в растворе не только общей концентрации азота, но и соотношения двух его форм, поскольку ионы аммония слабее поглощались в первые 12 ч.

Динамика поглощения ионов нитрата и аммония в пределах 12-часовой экспозиции представлена на рис. 1, 2. Чтобы облегчить сравнение результатов опытов, проведенных с растениями разного возраста, при графическом методе поглощение азота рассчитано на 1 г сухой массы корней. Следует отметить, что при таком расчете интенсивность поглощения азота выше у молодых растений.

В четырех опытах из пяти при коротких экспозициях (2—4 ч, реже — 6 ч) растения поглощали больше ионов аммония, при более дли-

тельных экспозициях — больше ионов нитрата. Преимущественное поглощение ионов аммония в первые часы экспозиции имело место у растений всех вариантов в опытах 1 и 3, а также у растений двух вариантов в опытах 2 и 5. Иная закономерность выявилась в опыте 4, где поглощение азота резко снижалось при максимальной его концентрации в среде. Здесь в последнем варианте в течение всего опыта сохранялось преимущественное поглощение ионов аммония, а в остальных — ионов нитрата (рис. 2).

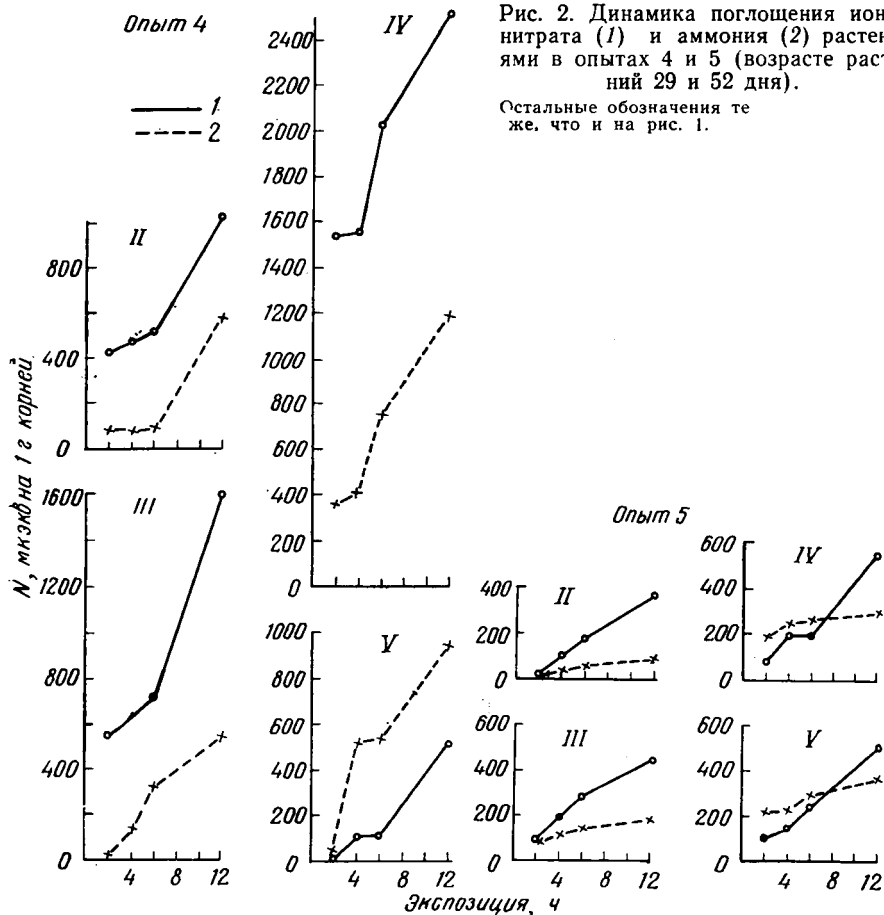


Рис. 2. Динамика поглощения ионов нитрата (1) и аммония (2) растениями в опытах 4 и 5 (возрасте растений 29 и 52 дня).

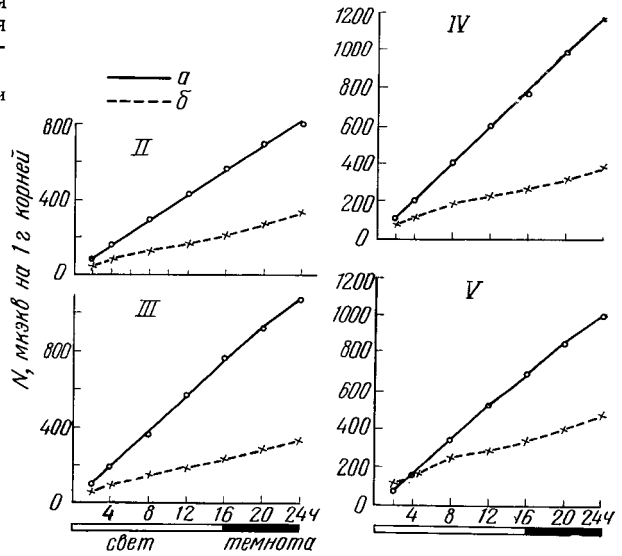
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Во всех опытах и вариантах в первые 2—4 ч значение pH снижалось с 5,6 до 4,9—5,2. В следующие часы в опытах с молодыми растениями этот процесс продолжался, хотя и с меньшей скоростью. Но в опытах с более взрослыми растениями (52 и 58 дней) после периода снижения значения pH наступало его повышение, через 8—10 ч с начала экспозиции оно достигало исходного уровня, а затем превышало последний. Изменения pH питательных растворов отражали сдвиги в соотношении между поглощением катионов и анионов, но в свою очередь могли оказывать влияние на скорость поглощения изучаемых ионов.

В опыте 6 скорость поглощения ионов аммония и особенно ионов нитрата мало изменялась во времени (рис. 3). Тем не менее отношение между поглощением этих ионов зависело не только от концентрации азотнокислого аммония в растворе, но и от экспозиции. При увеличении ее длительности в вариантах II—V соответственно с 2 до 12, 16, 20 и

Рис. 3. Динамика поглощения ионов нитрата (а) и аммония (б) растениями в опыте 6 (возраст 59 дней).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



24 ч нарастало преимущество в поглощении растениями ионов нитрата. Следовательно, чем ниже концентрация азота в среде, тем скорее стабилизировалось соотношение в поглощении двух форм азота томатами (табл. 3).

Таблица 3

Поглощение азота (мкэв на 1 г корней) томатами и отношение между поглощением ионов нитрата и аммония в опыте 6

| Экспозиция, ч | Поглощение азота | | | | $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$ | | | |
|---------------|------------------|------|------|------|---------------------------------|------|------|------|
| | II | III | IV | V | II | III | IV | V |
| 2 | 128 | 164 | 195 | 182 | 1,51 | 1,73 | 1,24 | 0,84 |
| 4 | 238 | 286 | 336 | 314 | 2,05 | 2,08 | 1,67 | 1,00 |
| 8 | 412 | 510 | 589 | 580 | 2,52 | 2,78 | 2,27 | 1,53 |
| 12 | 592 | 752 | 828 | 823 | 2,68 | 3,09 | 2,57 | 1,83 |
| 16 | 779 | 990 | 1045 | 1034 | 2,64 | 3,30 | 2,86 | 2,04 |
| 20 | 960 | 1205 | 1306 | 1270 | 2,54 | 3,26 | 3,06 | 2,08 |
| 24 | 1128 | 1405 | 1554 | 1488 | 2,45 | 3,22 | 3,03 | 2,31 |

В рассматриваемом опыте четко проявилось влияние концентрации азотнокислого аммония на относительную скорость поглощения томатами двух форм азота. Отношение между поглощением ионов нитрата и аммония было максимальным у растений контрольного варианта независимо от длительности экспозиции. Как при снижении, так и при повышении концентрации азота в среде по сравнению с контролем оно уменьшалось. Это проявлялось сильнее в варианте V, чем в варианте IV (табл. 3). Большой интерес представляет тот факт, что при максимальной концентрации азотнокислого аммония в растворе в первые 2 ч растения поглотили больше ионов аммония, чем нитрата; при экспозиции 4 ч поглощение обеих форм сравнялось, а затем по мере увеличения экспозиции усиливалось преимущество в поглощении ионов нитрата.

Суммарное поглощение томатами азота увеличивалось при повышении его концентрации только до 6 мэкв/л; дальнейшее ее повышение до 9 мэкв/л не оказывало влияние на этот показатель.

Следовательно, смена питательных растворов через 2—4 ч, способствующая поддержанию исходных концентраций азотнокислого аммония и рН среды во время опытного периода, позволила в опыте 6 более четко выявить влияние изучаемых факторов на относительную скорость поглощения томатами ионов нитрата и аммония.

Обсуждение результатов

Таким образом, в проведенных опытах у растений выявлена реакция на смену уровня азотного питания. Установлено, что 10-минутное выдерживание растений в опытных растворах (как в опыте 6) недостаточно для их адаптации к новым условиям питания. Указанная реакция характеризовалась сдвигом относительной скорости поглощения ионов нитрата и аммония в пользу последних. Это выжалось или в ослаблении преимущественного поглощения томатами ионов нитрата, или даже в преимущественном поглощении ионов аммония в первые часы после помещения растений на опытные растворы. Второй случай имел место при максимальной концентрации азотнокислого аммония у растений опыта 6, а также при всех или отдельных концентрациях у растений остальных опытов, в которых реакция на смену условий азотного питания была усилена выдерживанием растений на воде.

После адаптации растений к новым условиям азотного питания отчетливо проявлялось преимущественное поглощение ионов нитрата. Характерно, что в четырех опытах из шести оно было наибольшим у растений контрольного варианта (3 мэкв N на 1 л).

Для объяснения отмеченной нами реакции растений на смену условий азотного питания необходимы дальнейшие исследования. Имеются данные [12, 13, 17] о том, что растения, предварительно выращенные без источников азотного питания, в первые часы после внесения в среду азотнокислого аммония поглощают больше ионов аммония, чем нитрата. Этот факт нельзя объяснить только наличием лагпериода в индукции нитратредуктазы, так как присутствие в среде ионов аммония влияет на поглощение растениями ионов нитрата сильнее, чем на их восстановление [18]. В наших опытах растения во время предварительного выращивания постоянно получали обе формы азотного питания, поэтому их реакцию на смену уровня последнего тем более нельзя связать с индукцией нитратредуктазы. Возможно, преимущественное поглощение ионов аммония в первые часы после изменения уровня азотного питания как в наших, так и в опытах указанных выше авторов имеет одинаковую природу, например, разную скорость заполнения пулов нитратного и аммиачного азота в корневых системах растений.

Преимущественное поглощение ионов нитрата при наличии в среде обеих форм азота, установленное нами через несколько часов после переведения растений на питательные растворы с разной концентрацией азотнокислого аммония, является, видимо, характерным для томатов. Это согласуется с результатами опытов, в которых томаты постоянно выращивались при разных источниках азота — только при нитратной или аммиачной форме, а также при использовании азотнокислого аммония. По содержанию катионов в органах и интенсивности ростовых процессов растения, получающие азотнокислый аммоний, имели большее сходство с растениями, питающимися нитратным, а не аммиачным азотом [3].

Выводы

1. У томатов в возрасте 28—76 дней при экспозиции более 2—6 ч установлено преимущественное поглощение ионов нитрата из питательных растворов, содержащих 1,5—9,0 мэкв азота на 1 л в форме

азотнокислого аммония. В большинстве опытов оно было максимальным при той концентрации азота, которая использовалась во время предварительного выращивания растений.

2. В первые 2—6 ч после изменения уровня азотного питания может иметь место преимущественное поглощение томатами ионов аммония. Видимо, это явление отражает кратковременную реакцию растений на изменение условий азотного питания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гунар И. И., Игнатъевская М. А., Петров-Спиридонов А. Е. Поглощение проростками ячменя нитратов и аммония из азотнокислого аммония при варьировании катионного состава среды. — Докл. ТСХА, 1970, вып. 160, с. 136—141. — 2. Коровин А. И., Глянъко А. К. Поглощение и усвоение растениями аммонийного и нитратного азота в зависимости от температуры в зоне корней. — Докл. АН СССР, 1968, т. 180, № 6, с. 1495—1496. — 3. Крастина Е. Е., Лосева А. С. Влияние формы азотного питания на поглощение воды растениями, концентрацию и соотношение катионов в их органах. — Изв. ТСХА, 1975, вып. 5, с. 13—21. — 4. Крастина Е. Е., Лосева А. С. Влияние нитратного и аммиачного азота на рост растений и накопление ими катионов при двух концентрациях питательного раствора. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 3—9. — 5. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1945. — 6. Сарсенбаев Б., Добрунов Л. Г. Отношение сортов риса к аммонийной и нитратной формам азота. — Изв. АН КазССР, сер. биолог., 1974, № 4, с. 9—15. — 7. Туркова Н. С. Влияние соотношения калия и кальция в питательном растворе на поглощение растениями нитратных и аммонийных ионов. — Докл. ТСХА, 1945, вып. 2, с. 102—105. — 8. Хьюитт Э. Песчаные и водные культуры в изучении питания растений. М.: ИЛ, 1960. — 9. Alkafi K. U., Walerstein I., Feigenbaum S. — *Isr. J. Agr. Res.*, 1971, vol. 21, N 1, p. 13—20. — 10. Blondel A.-M., Blanc D. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1973, vol. 277, Série D., p. 1325—1327. — 11. Fried M., Zsoldos F., Vose P. B., Shatokhin I. L. — *Physiol. Plant.*, 1965, vol. 18, p. 313—320. — 12. Jackson W. A., Kwik K. D., Volk R. J. — *Physiol. Plant.*, 1976, vol. 36, p. 174—181. — 13. Jackson W. A., Volk R. J., Tucker T. C. — *Agron. J.*, 1976, vol. 64, p. 518—521. — 14. Kirkby E. A. — In: *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*. Oxford and Edinburgh, 1969, p. 215—235. — 15. Kirkby E. A., Mengel K. — *Plant Physiol.*, 1967, vol. 42, N 1, p. 6—14. — 16. Merkel D. — *Z. Pflanzenernähr. und Bodenk.*, 1973, Bd 134, H. 3, S. 236—246. — 17. Minotti P. L., Williams D. C., Jackson W. A. — *Crop Sci.*, 1969, vol. 9, p. 9—14. — 18. Minotti P. L., Williams D. S., Jackson W. A. — *Planta*, 1969, vol. 86, p. 267—271. — 19. Rao K. P., Rains D. W. — *Plant Physiol.*, 1976, vol. 57, p. 55—58. — 20. Warncke D. D., Barber S. A. — *Agron. J.*, 1973, vol. 65, N 6, p. 950—953.

Статья поступила 27 июня 1980 г.

SUMMARY

Experiments with tomatoes of Bely naliv 241 variety were conducted under check. Plants were grown in water culture, on double-diluted Pryanishnikov's mixture, at luminescent illumination (10 klk), photoperiod of 16 hours and temperature 20°. In plants of 28—76 days of age the dynamics of absorption of NO_3^- and NH_4^+ ions was estimated during 20—24 hours, concentrations of NH_4NO_3 corresponding to 1,5—9,0 meq/l of nitrogen. During experimental exposure the solutions either were not changed at all, or were changed every 2—4 hours. It is found that tomatoes absorb mainly nitrate ions at all nitrogen concentrations in the solutions and under the exposure more than 2—6 hours. However, in the first 2—6 hours after changing nitrogen concentration in the solution, tomatoes may absorb mainly ammonium ions or equally absorb both forms of nitrogen. Most frequently plants absorbed mainly ammonium ions in the first 2—4 hours at high nitrogen concentrations in the solution or after keeping the plants on water for one hour. It is supposed that this phenomenon shows the reaction of plants to the sharp change in the level of nitrogenous nutrition.