

УДК 635.64:581.111:631.811.1

## ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ СОДЕРЖАНИЕМ В КОРНЯХ ТОМАТА ИОНОВ НИТРАТА И АММОНИЯ И ИНТЕНСИВНОСТЬЮ ИХ ПОГЛОЩЕНИЯ РАСТЕНИЯМИ

Е. Е. КРАСТИНА, М. Н. КОНДРАТЬЕВ, С. МЕНЕСЕС

(Кафедра физиологии растений)

В опытах с растениями томата в возрасте 1 и 2 мес варьировали концентрацию  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  в питательном растворе в предшествующие 48 ч и во время определения поглощения ионов аммония и нитрата. У растений всех вариантов отмечена отрицательная корреляция между содержанием в корнях ионов аммония и интенсивностью их поглощения. Но поглощение нитрата не зависело от его содержания в корнях или имело с ним положительную корреляцию. Последняя наблюдалась у растений в возрасте 1 мес при максимальной концентрации азота в растворе, а у растений в возрасте 2 мес — при средней и минимальной концентрациях.

Интенсивность поглощения растениями элементов минерального питания зависит от предшествующего уровня содержания их в питательной среде. В большинстве случаев последствие дефицита калия и фосфора проявляется в усилении поглощения корнями этих элементов питания [2, 9, 13, 17, 19, 20, 27, 28, 32]. Недостаток серы также стимулирует последующее поглощение растениями сульфат-ионов [6, 15, 27, 31, 34]. При дефиците фосфора и калия стимуляцию их поглощения связывают с повышением содержания растворимых углеводов в корнях [16, 19, 35], однако при недостатке серы оно снижается [15, 34]. Поэтому мы согласны с мнением [13], что повышение способности корней поглощать элементы минерального питания является результатом предшествующего их дефицита.

Последствие дефицита азота на поглощение растениями ионов аммония и нитрата бывает различным. Ионы аммония поглощаются с большей интенсивностью, причем без какого-либо лаг-периода [21, 25], тогда как поглощение растениями нитрата усиливается постепенно [4, 7, 22, 23, 25, 30]. Последнее рассматривается как аргумент в пользу наличия у растений субстратной индукции процесса поглощения нитрата [5, 22, 23, 30]. Это положение подтверждается и тем, что для исключения указанного лаг-периода в усилении поглощения нитрата достаточно небольших количеств этого элемента в среде [11, 12, 24]. Дефицит азота сопровождается повышением содержания растворимых углеводов в корнях [14, 19, 26, 29, 33, 38], что, вероятно, связано с торможением роста и ассимиляции азота у растений.

Продолжительность отсутствия азота в питательной среде также может определять характер ответной реакции поглотительной системы растения. Например, интенсивность поглощения нитрата ячменем соответственно усиливалась, не изменялась или ослаблялась при исключении азота из среды за 1, 3 и 5 сут до анализа этого процесса [27]. У растений томата в фазу двух листьев по истечении 2—5 дней азотного голодания интенсивность поглощения нитрата усиливалась, а после 10 дней — ослаблялась [8]. Следовательно, непродолжительное отсутствие азота в среде влияет на последующее поглощение нитрата таким же образом, как и на поглощение аммония (усиление без лаг-периода). При продолжительном отсутствии азота работа системы поглощения нитрата, по-видимому, нарушается, в связи с чем внесение нитрата в среду вызывает не усиление, а ослабление его поглощения корнями по сравнению с вариантами без дефицита азота.

Значительно слабее изучено влияние избыточного азотного питания на способность корней поглощать нитратный и аммонийный азот. Представляют интерес данные об обратной корреляции между предшествующим уровнем азотного питания и скоростью поглощения нитрата ячменем [11] и пшеницей [24]. В последней работе использовался изотопный метод анализа, позволяющий разделить поступление в корни и выделение из них нитрата. Было установлено, что выдерживание растений в питательном растворе с высокой концентрацией азота (15 мМ) в течение недели приводит не только к снижению поступления нитрата в корни, но и выделению его из корней. Ряд исследователей [3, 8, 10, 36] считают, что регулятором скорости поглощения нитрата может быть его концентрация в тканях корней. Данное предположение вполне допустимо, так как оно подтверждается в отношении других макроэлементов. Например, повышение концентрации калия в корнях сверх определенного порога приводило к ограничению его поглощения растениями [13, 18, 37].

Большой интерес представляет положение [1] о возможности адаптации растений к высоким концентрациям азота в питательной среде. Оно было выдвинуто на основе данных, полученных при помещении растений кукурузы на питательный раствор с высокой концентрацией азота (100 мМ). У таких растений к концу первых суток резко ослаблялось поглощение нитрата, однако спустя несколько дней скорость этого процесса восстанавливалась до контрольного уровня.

Нашей целью являлось исследование влияния как недостатка, так и избытка азота в предшествующий период роста на поглощение и содержание ионов аммония и нитрата в корнях растений томата, выявление характера взаимосвязи между названными показателями. Варьирование концентрации азота в питательном растворе в ходе поглощения корнями ионов аммония и нитрата позволило изучить возможность адаптации томата к высоким концентрациям этого элемента в корнеобитаемой среде.

### Методика

Исследования проводили на 30- и 60-дневных растениях томата сорта Белый налив 241 (соответственно опыты 1 и 2), выращенных в водной культуре на питательной смеси при концентрации солей:  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  — 1,5;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 0,5;  $\text{KCl}$  — 1,0;  $\text{MgSO}_4$  — 0,25,  $\text{CaCl}_2$  — 1,0 мМ, содержание микроэлементов Fe, B, Mn, Zn и Cu — обычное для всех смесей. Облучение на уровне растений составляло 10 клк (лампы ЛБЦ-30), фотопериод 16 ч, температура 20°C круглосуточно. Смена питательного раствора производилась 1 раз в 7 дней.

Опыт 1 включал 9 вариантов, входящих в три группы разной предобработки растений в течение 48 ч перед началом эксперимента: А — исключение азота из среды; Б — 1,5 мМ  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  (контроль); В — 4,5 мМ. После предобработки часть растений каждой группы брали для определения исходного содержания нитрата и аммония в органах, а остальные переносили на опыт-

ные растворы с концентрацией  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  0,75; 3 и 4,5 мМ. Концентрации остальных солей в питательной смеси были такими же, как и при предварительном выращивании растений. Поглощение ионов нитрата и аммония растениями определяли по их убыли из опытных растворов. В опыте 2 были группы предподготовки А и В.

Исходные растения после предподготовки в опыте 1 имели общую сухую массу 0,331 г (корней — 0,068 г) и находились в вегетативной фазе, в опыте 2 — соответственно 3,55 г (0,53 г) и в фазе начала плодоношения. Биологическая повторяемость опытов 4-кратная.

Аммонийный азот определяли микрометодом Кьельдаля, нитратный — колориметрическим методом с дисульфифеноловой кислотой, на спектрофотометре «Спекол». Данные обрабатывали методом дисперсионного анализа.

### Результаты

В ходе предподготовки (48 ч) общий характер поглощения нитрата и аммония растениями обоих возрастов определялся концентрацией азотнокислого аммония в питательном растворе (табл. 1). Это отразилось и на концентрации названных ионов в органах растений. Независимо от вида предобработки концентрация ионов нитрата в растениях была выше, чем ионов аммония. В обоих опытах у растений группы А кон-

центрация ионов нитрата в корнях и побегах выравнивалась, тогда как концентрация ионов аммония в корнях была выше, чем в надземных органах, что говорит о возможном начале деструктивных процессов в поглощающем органе.

Растения как группы Б (контроль), так и группы В в ходе предподготовки поглощали нитрат лучше, чем аммоний. У первых ионы нитрата распределялись равномерно между корнями и побегами, тогда как ионы аммония преимущественно накапливались в корнях. Увеличение в растворе концентрации азота в 3 раза (группа В) не сопровождалось пропорциональным повышением концентрации ионов нитрата и аммония в тканях (табл. 1). При этом важно отметить, что в опыте 1 рост концентрации азотнокислого аммония в растворе привел к увеличению в 1,9 раза концентрации нитрата только в корнях, тогда как концентрация аммония не возрастала (корни) или возрастала менее существенно (побег). Полученные данные говорят в пользу наличия отлаженных механизмов саморегуляции поглощения ионов аммония у томата уже на этапе вегетативного роста.

После предподготовки в обоих опытах при всех концентрациях азота в опытных растворах и при всех экспозициях (2—8 ч) поглощение аммония у растений группы А было больше, чем у группы В. Наибольшие различия между ними отмечались в первые 2 ч при максимальной концентрации азотнокислого аммония в растворе (табл. 2).

Предшествующий уровень азотного питания сильнее сказался на поглощении ионов аммония у плодоносящих растений. Это согласуется с тем, что различия между растениями групп А и В по содержанию аммонийного азота в корнях в опыте 2 было больше, чем в опыте 1 (в 5 и 1,6 раза соответственно). Между содержанием ионов аммония в корнях

Таблица 1

Содержание нитратного и аммонийного азота в органах томата в зависимости от предшествующих условий азотного питания

Форма азота	Опыт 1			Опыт 2	
	А	Б	В	А	В
Поглощено за 48 ч, ммоль на 1 г сухой массы корней					
$\text{NO}_3^-$	0	3,17	4,47	0	2,18
$\text{NH}_4^+$	0	2,47	3,38	0	1,41
Содержание в побегах (числитель) и корнях (знаменатель), мкмоль на 1 г					
	174	420	415	77	437
$\text{NO}_3^-$	166	413	769	70	394
	20	22	38	12	27
$\text{NH}_4^+$	56	84	92	21	108

Таблица 2

Поглощение ионов аммония растениями (мкмоль на 1 г корней)

Группа предподготовки	Опыт 1				Опыт 2			
	экспозиция, ч							
	2	4	6	8	2	4	6	8
$0,75 \text{ мМ NH}_4^+$								
А	274	430	446	474	153	175	193	193
Б	242	387	412	439	—	—	—	—
В	141	263	273	299	11	26	56	56
$3 \text{ мМ NH}_4^+$								
А	231	456	456	531	230	264	301	306
Б	192	301	330	420	—	—	—	—
В	152	176	251	401	67	86	125	130
$4,5 \text{ мМ NH}_4^+$								
А	451	531	569	750	84	192	229	240
Б	72	462	531	620	—	—	—	—
В	61	329	417	458	0	27	58	118
НСР <sub>05</sub>	69	55	62	60	14	36	25	29

Таблица 3

Коэффициент корреляции между содержанием ионов аммония в корнях и интенсивностью их поглощения растениями

Экспозиция, ч	Опыт 1			Опыт 2 для всех концентраций $\text{NH}_4^+$
	концентрация $\text{NH}_4^+$ , мМ			
	0,75	3	4,5	
2	-0,82	-0,95	-0,98	-0,81
4	-0,83	-0,97	-0,88	-0,92
6	-0,80	-0,98	-0,83	-0,90
8	-0,80	-0,997	-0,93	-0,88

и интенсивностью их поглощения из раствора в обоих опытах выявлена сильная отрицательная связь (табл. 3).

Следовательно, даже при кратковременном отсутствии азота в питательной среде (2 сут) или увеличении концентрации азотнокислого аммония в 3 раза на этот же срок способность корней томата поглощать ионы аммония изменялась. Обеднение корней последними способствовало усилению поглотительной способности, а обогащение — ослаблению.

Влияние предподготовки на поглощение растениями нитрата имело другой характер, несмотря на сходство изменений концентрации аммонийного и нитратного азота в растениях в связи с изменением уровня азотного питания в предшествующие 48 ч. Кроме того, сдвиги в процессе поглощения нитрата под влиянием предподготовки сильно зависели от возраста растений, экспозиции и концентрации элемента питания в опытном растворе.

В опыте 1 растения разных групп предподготовки достоверно не различались по поглощению нитрата из раствора с наименьшей кон-

Таблица 4

Поглощение ионов нитрата растениями (мкмоль на 1 г корней)

Группа предподготовки	Экспозиция, ч			
	2	4	6	8
Опыт 1				
0,75 мМ $\text{NO}_3^-$				
А	277	333	508	593
Б	196	281	400	525
В	218	290	396	520
3 мМ $\text{NO}_3^-$				
А	290	345	486	714
Б	55	395	500	773
В	146	516	516	683
4,5 мМ $\text{NO}_3^-$				
А	574	814	1059	1102
Б	277	806	916	1058
В	684	1167	1180	1348
НСР <sub>05</sub>	149	111	99	86
Опыт 2				
0,75 мМ $\text{NO}_3^-$				
А	50	113	142	176
В	56	134	196	257
3 мМ $\text{NO}_3^-$				
А	10	54	183	199
В	38	94	192	288
4,5 мМ $\text{NO}_3^-$				
А	4	118	371	438
Б	8	150	374	434
НСР <sub>05</sub>	16	40	36	41

центрацией азотнокислого аммония (0,75 мМ) при всех экспозициях и из раствора со средней его концентрацией (3 мМ) при экспозициях 6 и 8 ч. Повышенное поглощение нитрата растениями группы В (избыток азота в предшествующие 48 ч) по отношению к растениям остальных групп отмечалось при экспозициях 4 и 8 ч и максимальной концентрации азотнокислого аммония в опытном растворе, а также при экспозиции 4 ч и средней его концентрации (табл. 4). В этих вариантах коэффициент корреляции между содержанием в корнях и поглощением из среды нитратного азота растениями был положительным (+0,91 и +0,85 при экспозициях 4 и 8 ч в первом случае и +0,99 — во втором). Контрольные растения (группа Б) достоверно уступали растениям остальных групп в интенсивности поглощения нитрата в первые 2 ч из опытных растворов со средней и максимальной концентрацией азота (табл. 4). Более высокая интенсивность поглощения у растений группы А в указанных вариантах могла вызываться заполнением обедненных пулов нитрата в тканях корня, а у растений группы В — резким торможением поглощения другой формы азота — аммонийной.

Как было отмечено выше, в

Таблица 5

Влияние предшествующего уровня азотного питания на отношение между поглощением нитрата и аммония растениями

Группа предподготовки	Концентрация $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , мМ	Опыт 1		Опыт 2	
		4 ч	8 ч	4 ч	8 ч
А	0,75	0,77	1,25	0,65	0,91
В		1,10	1,73	5,15	4,59
А	3	0,75	1,34	0,20	0,65
В		2,93	1,70	1,09	2,22
А	4,5	1,53	1,47	0,62	1,82
В		3,54	2,94	5,56	3,68

опыте 2 предподготовка сильнее влияла на поглощение растениями аммонийного азота, чем в опыте 1. Поглощение же ионов нитрата этими растениями изменялось в зависимости от предшествующего уровня азотного питания в меньшей степени. Не выявлено различий между интенсивностью поглощения нитрата у растений групп А и В при экспозициях 2 и 4 ч (минимальная концентрация  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ), 6 ч (средняя) и при всех экспозициях (максимальная). В остальных случаях растения группы В поглощали больше нитратного азота, чем растения группы А.

Таким образом, результаты опытов свидетельствуют о влиянии предшествующего уровня азотного питания на поглощение растениями томата ионов аммония и нитрата из питательных растворов, содержащих одновременно обе формы азота. Поглощение аммонийного азота усиливалось после отсутствия его в течение 2 сут, а поглощение нитрата во многих случаях было максимальным у растений, находившихся в предшествующие 2 сут на повышенном уровне азотного питания. В связи с этим условия предподготовки влияли на соотношение между поглощением растениями двух форм минерального азота (табл. 5). Увеличение содержания последних в корнях растений группы В сопровождалось ростом отношения между поглощением нитрата и аммония по сравнению с таковым у растений группы А, у которых в ряде случаев это отношение было меньше единицы, т. е. имело место преимущественное поглощение ионов аммония. Аналогичные данные получены в опытах с другими видами растений — пшеницей, кукурузой, хлопчатником, табаком, у которых после определенного периода дефицита азота наблюдалось более сильное поглощение аммония, чем нитрата, при наличии обеих форм в питательной среде [23, 25].

### Обсуждение результатов

В отличие от большинства ранее проведенных исследований в наших опытах растения после специальной предобработки (48 ч без азота, при нормальном и повышенном в 3 раза уровнях азотного питания) помещались на питательные растворы не с одной, а с тремя разными концентрациями азотнокислого аммония. Это позволило выявить широкий спектр ответных реакций растений на предшествующие и сопутствующие условия азотного питания.

Из всех опытных растворов растения томата поглощали в течение 2—8 ч ионов аммония тем меньше, чем выше был предшествующий уровень азота в среде и соответственно больше концентрация аммония в тканях корня (табл. 1 и 2). Но поглощение нитрата опытными растениями или не зависело от условий предподготовки, или было более интенсивным после повышенного уровня азотного питания, что определялось концентрацией нитрата аммония в опытном растворе, экспозицией и возрастом растений (табл. 4). Наибольший интерес представляет тот факт, что молодые растения (1 мес), обладающие более высокой удельной активностью поглощения азота (на 1 г корней), имели максимальную интенсивность поглощения ионов нитрата в том случае, когда находились при повышенной концентрации азотнокислого аммония в питательном растворе до и во время исследования данного процесса. Следовательно, есть основание предположить, что система поглощения нитрата в кор-

нях растений томата способна адаптироваться к повышенной концентрации азота в питательной среде. Однако и отсутствие в среде азота в течение 2 сут не приводило к угнетению этой системы, о чем свидетельствует одинаковая или даже несколько повышенная интенсивность поглощения нитрата растениями этого варианта по сравнению с контролем (группа Б) в первые 2 ч экспозиции (опыт 1).

Роль внутренних факторов в регулировании азотного питания растений проявилась также в том, что условия предподготовки, меняющие содержание ионов нитрата и аммония в корнях, влияли на отношение между поглощением двух форм азота. Преимущественное поглощение нитрата растениями, имеющими повышенное содержание минеральных форм азота в корнях, следует рассматривать как приспособительную реакцию, предотвращающую накопление токсических количеств аммония в тканях. Установленные нами различия в характере корреляции между содержанием в тканях корня и интенсивностью поглощения ионов аммония и нитрата тоже отражают эту реакцию саморегуляции азотного питания растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф., Третьяков Н. Н. Поглощительная функция корневой кукурузы в зависимости от факторов внешней среды. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 2, с. 95—102. — 2. Туева О. Ф., Керимов А. К. Поглощение и передвижение с пасокой фосфора и азота растениями огурца в зависимости от условий азотно-фосфорного питания. — Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 2, с. 343—350. — 3. Харитонашвили Е. В., Алехина Н. Д. Поглощение нитрата проростками озимой пшеницы в зависимости от температуры корнеобитаемой зоны. — Физиология растений, 1986, т. 33, вып. 2, с. 244—251. — 4. Ashley D. A., Jackson W. A., Volk R. J. — *Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, p. 1102—1106. — 5. Beevers L., Hageman R. H. — *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1969, vol. 20, p. 495—522. — 6. Bouma D. — *Aust. J. Biol. Sci.*, 1967, vol. 20, p. 613—621. — 7. Breteler H., Hännisch ten Cate C. H., Nissen P. — *Physiol. Plant.*, 1979, vol. 47, N 1, p. 49—55. — 8. Chapin F. S., Clarkon D. T., Lenton J. R. a. o. — *Planta*, 1988, Bd. 173, N 3, S. 340—351. — 9. Clarkon D. T., Sanderson J., Scattergood C. B. — *Planta*, 1978, Bd. 139, H. 1, S. 47—53. — 10. Cram W. J. — *J. Exp. Bot.*, 1973, vol. 24, p. 328—341. — 11. Deane-Drummond C. E. — *Plant Sci. Letters*, 1982, vol. 24, N 1, p. 79—89. — 12. Deane-Drummond C. E., Glass A. D. M. — *Plant Physiol.*, 1983, vol. 73, N 1, p. 100—104. — 13. Dunlap J., Glass A. D. M., Tomkins B. D. — *New Phytol.*, 1979, vol. 83, p. 365—370. — 14. Eaton F. M., Rigler N. E. — *Plant Physiol.*, 1945, vol. 20, p. 380—411. — 15. Ergle D. R., Eaton F. M. — *Plant Physiol.*, 1951, vol. 26, p. 639—654. — 16. Ergle D. R., Eaton F. M. — *Plant Physiol.*, 1957, vol. 32, p. 106—113. — 17. Eiter H. M. — *Can. J. Bot.*, 1967, vol. 45, p. 1011—1017. — 18. Glass A. D. M. — *Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, p. 1759—1764. — 19. Hoagland D. R., Broeyer T. C. — *Plant Physiol.*, 1936, vol. 11, p. 471—507. — 20. Humphries E. C. — *J. Exp. Bot.*, 1952, vol. 3, p. 291—309. — 21. Ibarlucena J. M., Llana M. J., Serra J. L. a. o. — *Plant Sci. Letters*, 1983, vol. 29, N 2—3, p. 339—347. — 22. Jackson W. A., Fleisher D., Hageman R. H. — *Plant Physiol.*, 1973, vol. 51, p. 120—127. — 23. Jackson W. A., Kwik K. D., Volk R. J. — *Physiol. Plant.*, 1976, vol. 36, N 2, p. 174—181. — 24. Jackson W. A., Kwik K. D., Volk R. J. a. o. — *Planta*, 1976, Bd. 132, H. 2, S. 149—156. — 25. Jackson W. A., Volk R. J., Tucker T. C. — *Agron. J.*, 1972, vol. 64, N 4, p. 518—521. — 26. Lee R. B. — *J. Exp. Bot.*, 1978, vol. 29, p. 693—708. — 27. Lee R. B. — *Ann. Bot.*, 1982, vol. 50, N 4, p. 429—449. — 28. Leigh R. A., Wyn J. R. G. — *J. Exp. Bot.*, 1973, vol. 24, p. 787—795. — 29. Minotti P. L., Jackson W. A. — *Planta*, 1970, Bd. 95, H. 1, S. 36—44. — 30. Minotti P. L., Williams D. C., Jackson W. A. — *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1968, vol. 32, p. 692—698. — 31. Persson L. — *Physiol. Plant.*, 1969, vol. 22, p. 959—976. — 32. Pettersson S. — *Physiol. Plant.*, 1975, vol. 34, p. 281—285. — 33. Pitman M. G., Mowat J., Nair H. — *Aust. J. Biol. Sci.*, 1971, vol. 24, p. 619—631. — 34. Rendig V. V., Oputa C., McComb E. A. — *Plant a. Soil*, 1976, vol. 44, p. 423—437. — 35. Singh D. P., Singh J. N. — *Physiol. Plant.*, 1971, vol. 24, p. 126—129. — 36. Smith F. A. — *New Phytol.*, 1973, vol. 72, N 4, p. 769—782. — 37. Vale F. R., Jackson W. A., Volk R. J. — *Plant Physiol.*, 1987, vol. 84, N 4, p. 1416—1420. — 38. Vose P. B., Breese E. L. — *Ann. Bot.*, 1964, vol. 28, p. 251—270.

Статья поступила 21 ноября 1988 г.

#### SUMMARY

Tomato plants (age 30 and 60 days) were kept for 48 hours under different nitrogen nutrition level (the amount of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  in nutrient solution—0; 1.5 and 4.5 mmol per 1 litre) in order to change the amount of ammonium and nitrate

ions in the roots. Then absorption of these ions by plants during 2—8 hours from nutrient solutions with different concentrations of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  was determined. Sharp negative correlation between the amount of ammonium ions in roots and the rate of their absorption by plants was observed under all nitrogen concentrations in experimental nutrient solutions. However, absorption of nitrate ions by plants either did not depend on their amount in roots or there was positive correlation. Positive correlation was observed in young plants under high nitrogen concentration in experimental solutions, in older plants — under medium and low concentration.