

УДК 582.998.2:581.111.631.811.1'2

## ПОГЛОЩЕНИЕ ФОСФАТА И АММОНИЯ ПОДСОЛНЕЧНИКОМ HELICANTHUS ANNUUS L. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОПУТСТВУЮЩИХ АММОНИЮ АНИОНОВ

А. Е. ПЕТРОВ-СПИРИДОНОВ, Н. М. ШАРОШКИН

(Кафедра физиологии растений)

Показано, что влияние сопутствующих анионов на скорость поглощения аммония подсолнечником проявляется при концентрации последнего не более 1 мМ. Большая скорость протонирования коррелировала со скоростью поглощения анионов, которая может быть представлена рядом  $SO_4^{2-} > Cl^- > H_2PO_4^- > NO_3^-$

Поглощение фосфатов не зависит от источника аммония, а также от концентрации аммония, если концентрация фосфатов  $< 0,5$  мМ. Зависимость обнаруживается при концентрации фосфатов  $> 1$  мМ.

Первым, кто провел тщательные исследования значения сопутствующих катионов и анионов в питании растений нитратным и аммиачным азотом, был Д. Н. Прянишников [5]. Его работы предопределили последующее изучение этого важнейшего аспекта поглощающей функции растений. Им, в частности, было показано, что поглощение аммония и нитратов зависит не только от соотношения между катионами, но и от того, какие анионы им сопутствуют. В случае варьирования анионного состава при одном катионе обнаруживалось, что поглощение аммония в присутствии хлоридов, сульфатов и бромаида, подавляется одинаково и примерно на 40 % сильнее, чем в присутствии нитратов; поглощение же нитратов, напротив, существенно стимулируется, особенно в присутствии сульфатов. В последнем случае оно почти удваивается. Также выяснилось, что последующий обмен азотистых веществ в растении во многом определяется соотношением поглощаемых нитратов и аммония.

Следует напомнить, что в экспериментах Д. Н. Прянишникова в качестве источников нитрата и аммония использовался только нитрат аммония. Поэтому важно знать, насколько установленные закономерности сохраняются в случае раздельного использования источников нитратов и аммония. Однако так случилось, что работ, посвященных изучению влияния сопутствующих анионов на поглощение катионов и анионов, очень мало, во всяком случае значительно меньше тех, в которых исследовалось влияние сопутствующих катионов на поглощение катионов и анионов [15, 16]. Что же касается интересующих нас вопросов о влиянии сопутствующих анионов на поглощение катионов, в частности аммония, то ответ на него не однозначен.

Результаты относительно ранних работ Турчина [8, 9] и Туевой [7], свидетельствующие о наличии зависимости поглощения аммония от уровня фосфатов в среде, позднее нашли подтверждение [10, 12]. Исследована зависимость поглощения аммония от нитратов [1, 4, 6]. Сильная зависимость поглощения калия от сопутствующего аниона установлена в опытах с ячменем и редькой [17]. Независимо от культуры по степени влияния анионы располагаются в ряд  $NO_3^- > Cl^- > SO_4^{2-}$ . Однако следует заметить, что Дежагер с сотрудниками [11] не обнаружили какой-либо зависимости поглощения катиона от сопутствующей

щих ему анионов. Такой несколько неожиданный вывод объясняется наблюдением, ранее сделанным Эпштейном с сотрудниками еще в 1983 г. [13], а именно: зависимость поглощения катионов от анионов и наоборот проявляется после достижения ими концентрации в растворе не менее 1 мМ. Этот важный факт вполне объясняет имеющиеся в литературе противоречия по обсуждаемому вопросу.

В дальнейшем весьма целесообразно продолжить исследования зависимостей поглощения аммония от сопутствующего аниона, особенно фосфатов, в связи с имеющимися в литературе данными о решающем значении последних в проявлении повреждающего действия аммония на растение [3, 7].

### Методика

Опыты проводили в 1983 г. в лаборатории физиологии растений ТСХА в факторстатных условиях. Температура воздуха  $20 \pm 2^\circ$ , световой период — 16 ч, освещенность — 10 000 лк. Один из опытов был поставлен (июнь) в летнем вегетационном домике.

Объект исследования — раннеспелый сорт подсолнечника Енисей. Перед высадкой семян в кювету с влажным песком (60 % ПВ песка) их в течение 24 ч замачивали в водопроводной воде. У 5—7-дневных проростков промывали корни, затем их высаживали по 3 шт. в литровые сосуды, заполненные 0,3 н. питательной смесью Хогланда II. За сутки до начала опыта 12—14-дневные растения помещали на водопроводную воду. Во время опыта растения на крышках от сосуда переносили на 100 мл стаканы, содержащие  $10^{-4}$  мо-

лей  $\text{CaSO}_4$  и аммонийные соли соответствующей концентрации. Отношение сырой массы корней к объему опытных растворов  $\leq 1:50$ .

Средняя масса одного опытного растения составила: надземная часть —  $4,8 \pm 0,7$ , корни —  $1,7 \pm 0,4$ , целое растение —  $6,5 \pm 0,6$  г.

Аммоний, фосфаты и нитраты определяли стандартными калориметрическими методами, хлориды — аргентометрическим методом, сульфаты — весовым методом, концентрацию протонов — методом Гласса и Сиддиги [14], измерение рН проводили на рН-метре [2].

Экспозиция и концентрации солей по вариантам опыта приводятся при изложении результатов анализов. Повторность опытов 3—4-кратная, опыты воспроизводились дважды. Данные подвергались вариационно-статистической обработке [2].

### Результаты

Из табл. 1 видно, что при относительно низкой концентрации солей поглощение аммония зависит от природы сопутствующего аниона: быстрее он поглощается из сульфата аммония, медленнее всего — из нитрата аммония. Фосфат и хлорид аммония занимают промежуточ-

Таблица 1

Поглощение аммония из его солей (мкмоль/растение). Экспозиция 8 ч

Соль аммония	Концентрация солей аммония, мэкв/л		
	1,0	4,0	16,0
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	$213,8 \pm 5,0$	$96,7 \pm 21,0$	$1113,9 \pm 120,0$
$\text{NH}_4\text{Cl}$	$172,2 \pm 10,0$	$550,0 \pm 76,0$	$1078,0 \pm 240,0$
$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	$189,0 \pm 10,0$	$662,2 \pm 104,0$	$872,2 \pm 220,0$
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	$119,4 \pm 28,0$	$480,0 \pm 39,0$	$1152,7 \pm 72,0$

ное положение. Вместе с тем с увеличением концентрации солей до 16 мэкв/л различий во влиянии сопутствующих солей на поглощение аммония не обнаруживалось. Таким образом, данные табл. 1 противоречат результатам опытов Эпштейна с сотрудниками [13]: различия проявляются при концентрациях солей 1 мМ и ниже, а не наоборот, как утверждает Эпштейн.

Данные табл. 1 согласуются с результатами изучения поглощения сопутствующих аммонийно анионов (табл. 2).

Сравнивая поглощение аммония и сопутствующих катионов, следует согласиться с тем, что взятая сама по себе скорость поглощения

Таблица 2

Поглощенные анионы из солей аммония (мкмоль/растение). Экспозиция 8 ч

Поглощаемый анион	Концентрация солей аммония, мэкв/л		
	1,0	4,0	16,0
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> (a)	170,0 <sub>bcd</sub>	237,4	775,0 <sub>bc</sub>
Cl <sup>-</sup> (b)	136,1 <sub>ad</sub>	330,4	540,0 <sub>ac</sub>
H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> (c)	134,3 <sub>ad</sub>	368,6	354,1 <sub>abd</sub>
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (d)	68,2 <sub>abc</sub>	148,4 <sub>abc</sub>	653,0 <sub>c</sub>

Таблица 3

Динамика выделения Н<sup>+</sup> в среду (мкмоль·ч<sup>-1</sup>) с разными аммонийными солями. Исходная концентрация солей 1 мэкв/л

Соль аммония	Экспозиция, ч		
	2	4	8
(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	0,12±0,02	2,4±1,1	15,5±3,1
NH <sub>4</sub> Cl	0,17±0,04	2,0±1,3	11,3±1,9
NH <sub>4</sub> H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	-0,46±0,17	4,5±1,0	7,1±1,6
NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	0,13±0,02	0,2±0,1	1,7±0,6

аммония недостаточна, чтобы характеризовать степень подкисления опытного раствора. Для этого необходимо одновременно знать относительную скорость поглощения сопутствующих анионов, от которой зависит как скорость поглощения аммония, так и подкисление среды. При концентрации аммонийных солей 1 мэкв/л скорости поглощения катиона и анионов близко коррелируют. Однако решающей, как нам кажется, является скорость поглощения аниона. В самом деле, если скорость поглощения нитратов в 2 и более раза меньше, чем у других анионов, то и поглощение аммония идет в 2 и более раза медленнее (табл. 1).

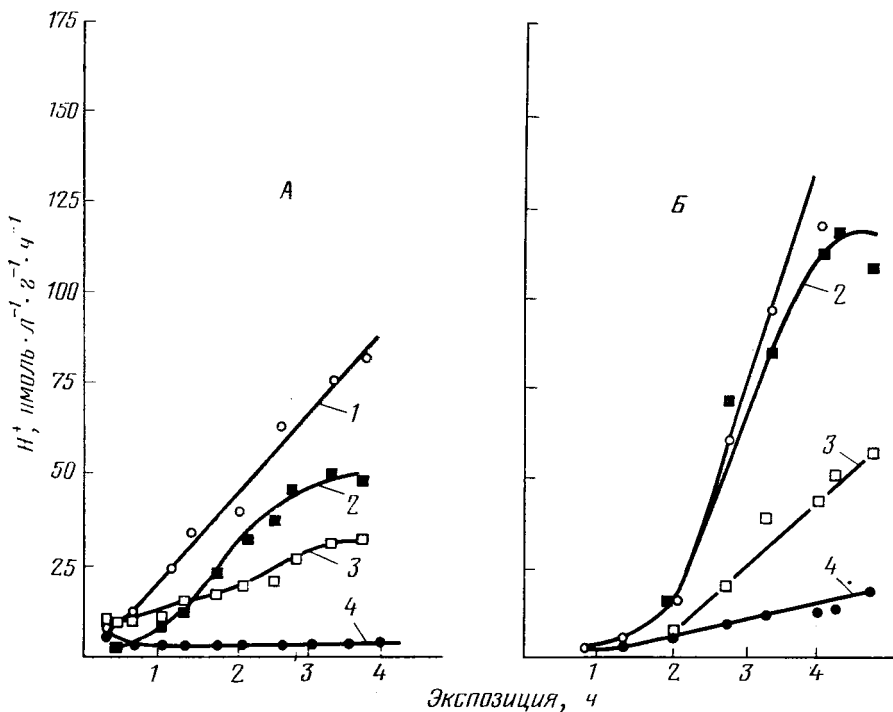
С повышением концентрации солей отдельные различия в поглощении анионов по вариантам опыта еще достоверно сохраняются, в то время как различия по поглощению аммония становятся менее существенными.

Наблюдаемые различия в скоростях поглощения аммония и сопутствующих анионов по-разному влияют на изменение рН раствора. Знать это тем более важно, что высокая кислотность растений сама по себе является достаточно сильным повреждающим фактором. В табл. 3 приводятся данные о скорости протонирования среды на фоне разных солей аммония при экспозиции до 8 ч.

Дисперсионный анализ данных этого опыта определенно доказывает, что только в варианте с нитратом аммония подкисление за длительный срок было достоверно меньше, чем в вариантах с другими солями аммония, различия между которыми недостоверны на каждый срок определения. Очевидно, степень подкисления растворов во времени достоверно увеличивается:  $F_{01}=3,2$ ;  $F_{\phi}=5,4$ .

Позже, ознакомившись с методической работой Гласса и Сиддикви [14], которыми было установлено, что длительные экспозиции при относительно узком соотношении объема корней и питательного раствора вносят искажения в получаемые результаты, мы проводили опыты с более широким отношением объема корней к объему питательного раствора (1:100) и довольно часто измеряли рН растворов (через каждые 15—20 мин) в течение 4 ч. Опыты ставились дважды: в теплице (в мае) и вегетационном домике (в июне) в 1983 г. Результаты представлены на рисунке.

Итоги двух независимых опытов однозначно выявляют существенные различия в скорости протонирования, определяемой сопутствующим аммонийным анионом. Наивысшая скорость протонирования была на фоне сульфатов. К концу 4-часовой экспозиции не отмечалось изменений скорости выделения протонов. Высокая скорость протонирования наблюдалась и на фоне хлорида аммония. При этом начальная скорость, возможно, не отличалась от таковой на фоне сульфата аммония. Однако к концу опыта было заметно явное торможение скорости выделения протонов на фоне хлоридов. Самая низкая скорость протонирования обнаружена на фоне нитрата аммония. Промежуточные значения отмечены на фоне



Выделение корнями подсолнечника  $H^+$  ( $nM \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$ ) на фоне солей аммония (1 мэкв/л):

1 —  $(NH_4)_2SO_4$ ; 2 —  $NH_4Cl$ ; 3 —  $NH_4H_2PO_4$ ; 4 —  $NH_4NO_3$ ; А — опыт в теплице, Б — в вегетационном домике.

фосфата аммония. Таким образом, скорость протонирования увеличивается в ряду:  $SO_4^{2-} \gg Cl^- > H_2PO_4^- > NO_3^-$ . Исходя из этого, следует ожидать, что повреждающее действие аммония скорее и сильнее проявится, когда в качестве его источника используется сульфат или хлорид аммония, позднее и слабее, если брать в качестве источника аммония его фосфатные, и особенно нитратные соли.

Как отмечалось ранее, в последние годы изменилась точка зрения на причину, вызывающую повреждение растений при аммонийном питании. Предполагается, что таковой является сильное подкисление клеточного сока анионами минеральных кислот, особенно фосфорной. Считается [7], что сильное поглощение последней вызывается энергичным поступлением иона аммония. Заметим, что данные, приведенные на рисунке, противоречат этому утверждению: растения подсолнечника предпочтительней поглощают сульфат- и хлорид-ионы. В этой связи были проведены опыты, в которых исследовалось поглощение фосфатов в зависимости от их собственной концентрации и концентрации разных солей аммония.

Из приведенных в табл. 4 данных следует, во-первых, что на поглощение фосфатов не влияет взятая соль аммония, во-вторых, при концентрации фосфатов 0,5 мМ и меньше скорость их поглощения не зависит от концентрации взятых солей аммония в интервале 1—15 мМ; в-третьих, при концентрации фосфатов 1 мМ их поглощение в целом по опыту положительно зависит от концентрации аммонийных солей, особенно сульфат- и хлоридаммониевых.  $F_{\phi}$  существенно превышает  $F_T$  и равен 4,4. Таким образом, известное стимулирование поглощения фосфатов аммонийными солями может иметь место только при концентрации первых не менее 1,0 мМ, а последних не более 10,0 мМ.

Теперь аналогичным образом остается проанализировать влияние концентрации фосфат-иона на поглощение аммония из разных солей при различной их концентрации.

Таблица 4

Поглощение фосфатов в зависимости от собственной концентрации и концентрации аммонийного фона (мкмоль/растение). Экспозиция 2 ч

Соль аммония	Концентрация солей аммония, мМ (по $\text{NH}_4^+$ )			
	1,0	2,0	10,0	15,0
При концентрации фосфатов 0,2 мМ				
$\text{NH}_4\text{Cl}$	4,2±0,2	4,5±0,1	4,6±0,5	3,7±0,4
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	5,3±0,2	4,9±0,3	5,0±0,7	4,0±0,5
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	5,5±0,5	4,6±0,3	5,1±0,3	4,1±0,3
При концентрации фосфатов 0,5 мМ				
$\text{NH}_4\text{Cl}$	4,0±1,2	3,5±0,9	3,3±0,4	3,6±0,6
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	2,2±0,07	3,6±0,7	2,0±0,5	3,7±0,07
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	4,2±0,6	4,1±1,2	4,4±0,4	3,0±0,2
При концентрации фосфатов 1,0 мМ				
$\text{NH}_4\text{Cl}$	1,1±0,7	4,1±2,6	11,0±3,6	11,0±0,3
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	6,7±2,0	7,1±2,0	7,4±2,2	11,3±2,4
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	7,9±0,3	8,3±0,3	9,5±0,5	9,1±1,5

Таблица 5

Поглощение аммония в зависимости от концентрации фосфат-иона (мкмоль/растение). Экспозиция 2 ч

Соль аммония	Концентрация $\text{NH}_4^+$ , мМ			
	1	2	10	15
0,2 мМ $\text{KH}_2\text{PO}_4$				
$\text{NH}_4\text{Cl}$	77,7±14,0	72,0±16,0	288,7±42,0	370,0±30,0
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	66,3±3,2	70,0±9,0	296,0±24,0	338,3±45,0
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	33,0±11,0	71,7±5,6	225,3±32,0	212,0±12,0
0,5 мМ $\text{KH}_2\text{PO}_4$				
$\text{NH}_4\text{Cl}$	72,0±5,0	107,0±7,0	416,0±92,0	500,0±48,0
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	61,0±17,0	55,4±15,0	260,0±22,0	518,0±62,0
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	40,0±9	50,0±8,0	387,0±94,0	453,0±40,0
1,0 мМ $\text{KH}_2\text{PO}_4$				
$\text{NH}_4\text{Cl}$	71,0±5,2	72,2±11,0	370,0±19,0	448,0±40,8
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	49,0±18,0	98,5±10,0	355,0±83,0	681,0±31,0
$\text{NH}_4\text{NO}_3$	44,0±1,0	81,0±11,0	359,0±72,0	355,0±22,0

Из табл. 5 видно, что при низких концентрациях аммония (1—2 мМ) его поглощение не зависит от концентрации фосфатов. Однако, как показывают результаты дисперсионного анализа, такая зависимость достоверна, хотя и слабо выражена ( $F_{\text{ф}}=3,8$ ;  $F_{\text{т}}=3,2$ ) при концентрации аммония более 10 мМ. Так же, как и в случае с поглощением фосфатов, поглощение аммония не зависит от его источника. Выше (табл. 1) отмечалось, что указанная зависимость наблюдалась при концентрации солей аммония не более 1 мМ и экспозиции около 8 ч.

### Выводы

1. Влияние сопутствующих аммонийным анионов на скорость его поглощения проявляется только при низких концентрациях аммонийных солей ( $\leq 1$  мМ). Оно обусловлено неодинаковой скоростью поглощения сопутствующих анионов.

2. Неодинаковая скорость поглощения сопутствующих анионов четко коррелирует со скоростью протонирования. Она тем выше, чем больше скорость поглощения аниона. Последняя, в свою очередь, положительно соотносится со скоростью поглощения аммония.

3. Поглощение фосфатов не зависит от источника аммония. При концентрации фосфатов  $\leq 0,5$  мМ концентрация солей аммония в интервале 1—15 мМ не влияет на скорость их поглощения. При концентрации фосфатов 1 мМ их поглощение в целом зависит от концентрации солей аммония.

4. Поглощение аммония зависит от концентрации фосфатов только при их концентрации более 0,2 мМ.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Крастина Е. Е., Лосева А. С. О некоторых закономерностях накопления катионов растениями. — Изв. ТСХА, 1974, вып. 2, с. 8—15. — 2. Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1973. — 3. Осмоловская Н. Г., Кренгауз Л. М., Чесноков В. А. Роль нейтрализации среды в накоплении органических кислот и оптимизации ионного состава растений в условиях аммонийного питания. — В кн.: Фотосинтез, дыхание и органические кислоты. — Воронеж: Изд-во ВГУ, 1980, с. 128—135. — 4. Петров-Спиридонов А. Е., Моллов М. Кинетика поглощения  $N-NO_3$  и  $N-NH_4$  проростками пшеницы в зависимости от сопутствующих катионов. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 3, с. 11—17. — 5. Прянишников Д. Н. Избр. соч. — М.: Наука, 1951. — 6. Семенов В. М., Соколов О. А. Пути поступления азота в растения. — Агрохимия, 1983, № 4, с. 127—137. — 7. Туева О. Ф. Фосфор в питании растений. — М.: Наука, с. 137—139. — 8. Турчин Ф. В. Роль калия и фосфора в использовании растениями нитратного и аммонийного азота. — В кн.: Почвоведение и агрохимия. — М.: Л., 1936, с. 408—431. — 9. Турчин Ф. В. Взаимодействие азота, фосфора и калия в питании растений при использовании ими нитратных и аммонийных форм азота. — Агрохимия, 1964, № 5, с. 29—36. — 10. Barneix A. I., Arnosis P. A. — *Phyton*, 1980, vol. 39, N 1—2, p. 7—13. — 11. Dejaeger R., Neirinckx L., Delegher V., Stassart I. M. — In: *Mineral nutrition of plants*. — Sofia, 1979, vol. 1, p. 25—38. — 12. Emmert F. H. — *J. of plant nutrient*, 1982, vol. 5, N 9, p. 1171—1176. — 13. Epstein E. — *Nature*, 1953, N 171, p. 4341. — 14. Glass A. D. M., Siddigi M. V., Qiles K. I. — *Plant Physiol.*, 1981, vol. 68, N 2, p. 457—459. — 15. Kirkby E. A. Ion uptake and ionic balance in plants in relation to the form of nitrogen nutrition of plants. — Oxford a. Edinburgh, 1965, p. 215—253. — 16. Kirkby E. A. — *Soil Sci.*, 1968, vol. 105, N 3, p. 133—138. — 17. Johansen C., Lonegagan J. F. — *Austr. J. Plant. Physiol.*, 1975, N 2, p. 75—83.

*Статья поступила 8 июня 1988 г.*

#### SUMMARY

Experiments with 12—14 days old sprouts were conducted under factorostatic conditions (length of the day—16 h, light intensity — 10000 luxes, temperature —  $20^{\circ}\pm 2^{\circ}$ ). Exposure — 2—8 h. Relation between crude root mass and nutrient solution — 1 : 50 and 1 : 100.

The effect of accompanying anions on ammonium absorption rate is seen when concentration of the latter is not higher than 1 mmol/l. Higher rate of protoning correlated with anion absorption rate which may be presented as a sequence:  $SO_4^{2-} \gg Cl^- > H_2PO_4^- > NO_3^-$ .

Absorption of phosphates does not depend on the source of ammonium or on ammonium concentration, if concentration of phosphates  $\leq 0.5$  mmol. The dependence is discovered at phosphate concentration  $\geq 1$  mmol. The rate of ammonium absorption is 10—100 times higher than that of phosphate absorption.